

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume VII - Decembre 1960 - Numéro 4

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CATHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E 1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1961

France et Communauté Française : **50 NF**

Étranger { Dollar U. S. A. : **14**
 { Francs Belges : **700**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Communauté Française : **45 NF**

Étranger { Dollars : **12,85**
 { Francs Belges : **642,50**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
b) Virement par banque sur compte étranger.
c) Mandat International.
d) C. C. P. Paris 599.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. Jacques LECOMTE
Laboratoire de Recherches Apicoles
" LA GUYONNERIE "
BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise)

UNTERSUCHUNGEN ZUM FLÜGELABWURF UND BEGATTUNGSVERHALTEN EINIGER *FORMICA*-ARTEN (INS. HYM.) IM HINBLICK AUF IHRE SYSTEMATISCHE DIFFERENZIERUNG

von

Karl GÖSSWALD und Gerhard H. SCHMIDT

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.)

Gliederung.

A. — EINLEITUNG	298
B. — VERSUCHSTIERE	299
C. — METHODIK	300
1° Begattungsversuche	300
2° Zuchtversuche.....	301
3° Versuche zum Flügelabwurf.....	301
D. — VERSUCHSERGEBNISSE.....	301
I. <i>Der Flügelabwurf bei Formica-Weibchen</i>	301
1° Flügelabwurf unter Normalbedingungen ohne Begattung.....	301
2° Flügelabwurf bei Anwesenheit von Männchen.....	303
3° Flügelabwurf nach Unterkühlung.....	304
4° Flügelabwurf nach Narkose.....	305
II. — <i>Paarungsverhalten innerhalb der Artgruppen</i>	307
1° Begattung zwischen verschiedenen Kolonien innerhalb der <i>F. polyctena</i> -Gruppe	307
2° Kopulationsbereitschaft innerhalb der <i>F. rufa</i> -Gruppe.....	309
3° Begattung innerhalb der <i>F. nigricans</i> -Gruppe.....	310
III. — <i>Kreuzungsversuche mit anschliessenden Zuchtkontrollen</i>	310
1° <i>F. polyctena</i> × <i>F. lugubris</i>	310
2° <i>F. polyctena</i> × <i>F. rufa</i> -Gruppe.....	311
3° <i>F. polyctena</i> × <i>F. nigricans</i> -Gruppe	313
4° <i>F. rufa</i> × <i>F. lugubris</i>	313
5° <i>F. rufa</i> × <i>F. nigricans</i> -Gruppe.....	313
E. — BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE UND DIE SICH ERGEBENDEN FOLGERUNGEN	314
ZUSAMMENFASSUNG UND SUMMARY.....	317
LITERATUR	319

A. — Einleitung.

Eine erfolgreiche Vermehrung der für die Waldhygiene wichtigen *Formica*-Arten ist wesentlich abhängig von der Kenntnis ihrer Biologie und systematischen Gliederung sowie der damit in Zusammenhang stehenden genetischen Verwandtschaftsbeziehungen. Die heutige Systematik wurde ausschliesslich auf Grund der Beborstungsunterschiede der Arbeiterinnen durchgeführt. Diese Chätotaxonomie ist im Falle der Roten Waldameisen in biologischer und ökologischer Hinsicht wenig befriedigend, worauf bereits an anderer Stelle hingewiesen wurde (Gösswald u. Schmidt, 1959 und 60). Wir werden uns an anderer Stelle nach abgeschlossener Bearbeitung der Geschlechtstiere mit der Beborstung als systematisches Merkmal bei *Formica* kritisch auseinandersetzen.

Da eine weitere morphologische Differenzierung auch von anderer Seite (Yarrow, 1955; Lange, 1958; Betrem, 1960) bisher wenigstens bei Arbeiterinnen von *Formica* zu keinem eindeutigen Erfolg führte, versuchten wir in den letzten Jahren dem Problem mit anderen Methoden näher zukommen.

Hadorn und Kühn konnten mit ihrer Schule bei *Drosophila* und *Ephestia* mit Hilfe der Papierchromatographie Mutanten differenzieren; sie haben weiterhin gezeigt, dass die Bildung der von ihnen untersuchten chemischen Stoffe genetisch bedingt ist. Auch bei Ameisen kommen ähnliche fluoreszierende Substanzen vor, weshalb wir uns ebenfalls dieser Methode bedienen. Es konnte nachgewiesen werden, dass die z. Zt. aufgrund morphologischer Merkmale unterschiedenen Formen chromatographisch nicht einheitlich sind. Ausserdem konnten wir mitunter bei nach der Beborstungssystematik verschiedenen Arten gleiche Chromatogramme erhalten. Wir haben deshalb vorgeschlagen, vorerst von Artgruppen zu sprechen (Gösswald und Schmidt, 1959).

Im Rahmen einer Dissertation wurden in unserem Institut biometrische Untersuchungen im Hinblick auf die Art- und Rassendifferenzierung durchgeführt (Zy, 1960). Dabei wurde besonderer Wert auf die bestehenden Korrelationen verschiedener Körperteile zueinander gelegt. Zwischen mehreren Artgruppen ergaben sich Unterschiede. Weiterhin waren die Körperproportionen im weiblichen Geschlecht innerartlich verschieden, so dass auch mittels dieser Methodik eine weitere Differenzierung möglich erscheint. Zunächst beweisen auch diese Ergebnisse, dass die heute zu Arten zusammengefassten Roten Waldameisen nicht einheitlich sind.

Weiterhin wurden die früher begonnenen Versuche zum Adoptionsverhalten der Ameisen unter Berücksichtigung der neuen Systematik auf grösserer Basis fortgesetzt (Gösswald, 1960). Hier erwies sich die Berücksichtigung der Königinnenzahl von besonderer Wichtigkeit, womit die These über die mindestens für das biologische Verhalten richtunggebende Bedeutung der Königinnenzahl verstärkt wird (vgl. Gösswald, 1941).

Anlass zu den hier zu besprechenden Kopulationsversuchen (1) und dem damit in Zusammenhang stehenden Flügelabwurf gaben Beobachtungen einer oft unterschiedlichen Begattung während der jährlich im Institut durchgeführten Königinnenzucht. Eine parallel von Schug (2) vorgenommene Untersuchung der männlichen Kopulationsorgane zeigte dem erwähnten Verhalten widersprechend, dass die nach heutiger Systematik aufgegliederten mitteleuropäischen *Formica*-Arten im engeren Sinne keine morphologisch fassbaren Unterschiede im Kopulationsapparat aufweisen und somit

(1) Diese Versuche wurden bereits 1942 in der damaligen Versuchsanstalt für Waldwirtschaft, Abt. V: Waldhygiene und Holzschutz, in Eberswalde begonnen. Leider sind alle Unterlagen von damals durch Kriegseinwirkungen verloren gegangen.

(2) Noch unveröffentlichte Relationsarbeit aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.

diese Organe im Gegensatz zu vielen anderen Tieren bei *Formica*, als systematisches Merkmal nicht in Betracht kommen (vgl. auch Clausen, 1938). Ein umfassendes Studium des oft recht unterschiedlichen Begattungsverhaltens erschien deshalb umso wünschenswerter; es wurde in den vergangenen drei Jahren durchgeführt. Die Beobachtungen, dass die Weibchen nach erfolgter Kopula ihre Flügel abwerfen, wurde in diesem Zusammenhang ebenfalls weiter verfolgt, so dass hier zugleich ein erster Beitrag über Ursachen des Flügelabwurfes vorgelegt werden kann.

B. — Versuchstiere.

Im wesentlichen wurden für die Untersuchungen Geschlechtstiere von *Formica polyctena* Foerst., *F. rufa* L., *F. cordieri* Bond. aus der näheren und weiteren Umgebung von Würzburg (Kist, Marktheidenfeld, Guttenberg, Gramschatz, Rimpf, Gemünden-Karsbach, Kitzingen, Werneck, Schraudenbach, Randersacker) herangezogen. Hierbei handelt es sich um Nester, die bereits viele Jahre hindurch von uns beobachtet wurden. Weiterhin erhielten wir *F. polyctena* aus dem Bayerischen Wald, *F. polyctena* und *F. rufa* von Herrn Kollegen Elton (3) aus Holland, *F. nigricans pratensis* Gössw. aus den bayerischen Alpen (Obb.) (3). *F. lugubris* Zett.



ABB. 1. — Schwärmende *F. polyctena*-Weibchen, die von erhöhten Stellen des Nestes (hier von einem eingetragenen kleinen Zweigende) fortfliegen. Photo : Dr. F. KÖHLER.

wurde uns durch Vermittlung von Herrn Prof. Dr. Pavan (3) aus dem Bezirk Bergamo (Italien) geliefert und die Herren Kollegen Kirchner und Schug (3) sammelten während einer Alpenreise Material dieser Art in der Gegend des Nebelhorns (Allgäu).

Soweit wie möglich wurden frisch gesammelte Tiere verwendet. Diese wurden in der Umgebung von Würzburg mittels Fangflaschen (vgl. Gösswald, 1940 und 42) während des Schwärmens abgefangen (Abb. 1). Damit war die Gewähr gegeben, dass die Tiere zur Kopula bereit waren. Bei einzeln aus den Nestern eingefangenen Tieren sowie im Laboratorium

aus Puppen gezogenen wurde im Terrarium die Schwarmbereitschaft abgewartet. Die übersandten Tiere kamen während des Transportes bereits in Schwarmstimmung und konnten direkt nach Eingang für die Versuche verwendet werden. Während des Transportes war besonders auf eine ausreichende Luftzufuhr zu achten.

C. — Methodik (4).

1^o BEGATTUNGSVERSUCHE. — Als Begattungskammern verwendeten wir rechteckige Vollglasterrarien von $30 \times 25 \times 22 \text{ cm}^3$ mit feuchtem Gipsboden. Eine Torfplatte bot vor allem den begatteten Weibchen Unterschlupf. Die Versuche wurden im temperaturkonstanten Raum bei $22\text{--}25^\circ \text{C}$ und Neon-Beleuchtung durchgeführt. Eine Beleuchtung war notwendig, da die geflügelten Geschlechtstiere zum Licht hinstreben und erst nach Abwurf der Flügel negativ phototaktisch reagieren. Die Glasterrarien waren mit einem Deckel aus Kupfergaze abgedeckt. So wurde eine zu Verpilzungen Anlass gebende zu hohe relative Luftfeuchtigkeit vermieden und für die nötige Luftzufuhr Sorge getragen. Als Nahrung diente in Wasser gelöster Bienenhonig. Die Versuchsdauer betrug 4—12 Tage, im allgemeinen solange, bis alle Männchen abgestorben waren. Für jeden Versuch wurden nach Möglichkeit 50 Weibchen und ebensoviele Männchen verwendet, also immer im Verhältnis 1 : 1. In früheren Versuchen konnte nachgewiesen werden, dass ein Männchen 2 bis 12 Weibchen nacheinander begatten kann, die Spermaübertragung mit zunehmender Zahl jedoch stark abnimmt, bis zum Schluss nur noch Sekret übertragen wurde (Gösswald, 1955). Im ganzen wurden 72 Kopulationsserienversuche mit gleich- und verschiedenartigen Geschlechtstieren durchgeführt.

Die *Auswertung* der Versuche nahmen wir anfangs so vor, dass wir den Flügelabwurf der Weibchen als Massstab für die erfolgte Begattung zählten. Die generelle Anwendung dieser sehr bequemen Methode scheiterte jedoch daran, dass die Weibchen aus bisher noch weitgehend unbekannten Gründen auch ohne Begattung ihre Flügel abwarfen. Daraufhin musste grösserer Wert auf genauere Beobachtung des Verhaltens der Tiere gelegt werden. Es wird in der vorliegenden Arbeit nur dann von Begattung gesprochen, wenn wirklich erfolgreiche Kopulationen beobachtet wurden. Eine objektive quantitative Auswertung der Versuche, wie sie durch die Zählung der entflügelten Weibchen leicht hätte erfolgen können, ist damit bisher nur durch die Feststellung des übertragenen Spermas im *Receptaculum seminis* möglich. Da nicht alle verwendeten Weibchen auf die Anwesenheit von Sperma untersucht werden konnten, wird auf quantitative Aussagen grösstenteils

(3) Den Herren Kollegen Prof. Dr. M. Pavan und Dr. Ronchetti, Pavia (Italien), sowie Dr. Elton (Holland), Dr. Huber, Würzburg und Laufen (Obb.), Kirchner und Schug, Würzburg danken wir recht herzlich für die freundliche Lieferung der Versuchstiere.

(4) Hier gilt ein besonderer Dank Herrn Priv.-Doz. Dr. W. Kloft für seine Mithilfe bei der Durchführung der Versuche.

verzichtet. Die Untersuchung des Receptaculums erfolgte teils durch Schnittpräparation und teils nach Herauspräparieren mittels Quetschung (5).

2° ZUCHTVERSUCHE. — Die entflügelten Königinnen aus den Begattungsversuchen wurden teilweise in Laborzuchten gehalten, um zu prüfen, ob eine evtl. Begattung erfolgreich war. Es wurden je Königin 100 Arbeiterinnen des gleichen Nestes bei 24° C angesetzt. Die Fütterung erfolgte mit zerschnittenen Mehlkäferlarven (*Tenebrio molitor*) und Honigwasser.

3° VERSUCHE ZUM FLÜGELABWURF. — Auch für diese Versuche verwendeten wir oben genannte Glasterrarien, in denen die schwarmbereiten Weibchen ohne Männchen bis zu drei Wochen, wie oben beschrieben, gehalten wurden. Weiterhin wurden Tiere in flachen, mit Kupfergaze bedeckten Glasschalen von 12 cm Durchmesser im Kühlschrank bei 4—6° C bis zu drei Tagen aufbewahrt und dann der Flügelabwurf kontrolliert. Narkoseversuche wurden mit Äthylätherdampf, Kohlendioxyd (vgl. dazu Beadle und Beadle 1949) und sauerstofffreiem Stickstoff bei Zimmertemperatur in kleinen Glastuben von 12 cm Länge und 4 cm Durchmesser vorgenommen. Der Bomben-Stickstoff wurde hierzu durch zwei Waschflaschen mit Dithionit-Lösung geleitet und anschliessend mit Wasser gewaschen. Die Einleitungszeit der Gase betrug 3—5 Min. und bewirkte eine Totalnarkose.

D. — Versuchsergebnisse.

Aus folgerichtigen Gründen sollen zunächst die Beobachtungen und Versuche zum Flügelabwurf der Weibchen behandelt werden, da sie für die Besprechung der dann folgenden Begattungsversuche eine wesentliche Voraussetzung darstellen.

I. — DER FLÜGELABWURF BEI *Formica*-WEIBCHEN.

Wie bereits erwähnt wurde, ist es eine langbekannte Tatsache, dass die Weibchen der Ameisen nach der Begattung im Gegensatz zu den Bienen ihre Flügel abwerfen, während die Männchen kurze Zeit, mitunter in wenigen Stunden, nach der Begattung ohne Flügelabwurf sterben. Die Gründe hierfür sind unbekannt; wir wissen so gut wie nichts über die inneren Faktoren, die den Flügelabwurf bewirken.

1° FLÜGELABWURF UNTER NORMALBEDINGUNGEN OHNE BEGATTUNG. — Werden schwarmbereite Weibchen von *Formica* in oben beschriebener

(5) Diese Untersuchungen wurden von Herrn Dr. F. Köhler durchgeführt, wofür wir ihm herzlichen Dank schulden.

Weise in Terrarien längere Zeit ohne Zusatz von Männchen gehalten, so kann man beobachten, dass diese nach und nach ihre Flügel abzuwerfen versuchen. Dies erweckt bei dem Beobachter den Eindruck, als wollten sie mit den Vorderbeinen die Flügel abbrechen (Abb. 2). Der Flügel bricht dann auch nach einigen Versuchen an einer vorgezeichneten Stelle ab. Dass die Tiere tatsächlich nicht begattet sind, was bei solchen Freilandfängen nicht immer ausgeschlossen ist, wurde durch die Untersuchung des *Receptaculum seminis* nachgewiesen. Auffallend war, dass die sonst sogleich nach der Begattung beobachtete negative Phototaxis der Weib-

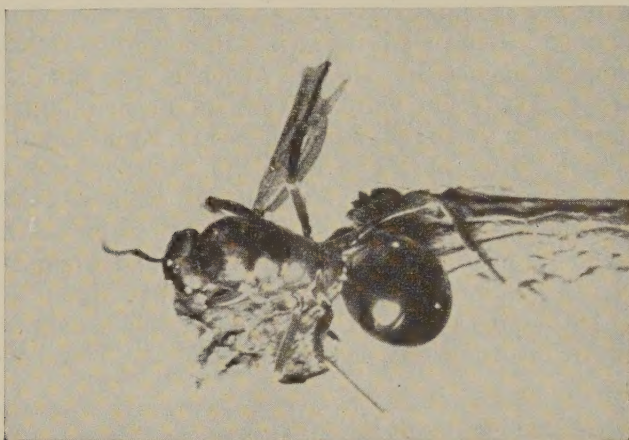


ABB. 2. — *Formica polyctena*-Weibchen versucht seine Flügel abzureissen. Photo : Dr. F. KÖHLER.

chen, bei den nicht begatteten nach dem Flügelabwurf erst später auftrat und meistens nicht so ausgeprägt war.

Deutliche Unterschiede bestehen im Flügelabwurf nicht begatteter Weibchen verschiedener Artgruppen, ja sogar innerhalb dieser. Am leichtesten werfen von den untersuchten Arten *F. lugubris* und *F. polyctena* ihre Flügel ab, dann folgt die polygyne *F. rufa*. Wesentlich seltener beobachteten wir bei unbegatteten Weibchen der oligogynen *F. rufa* den Flügelabwurf und fast nie bei der ganzen *F. nigricans*-Gruppe. Bei *F. lugubris* und *F. polyctena* wurden täglich während der ersten zwei Versuchstage 10—18 % entflügelte Weibchen gezählt, nach 10—12 tägiger Versuchsdauer warfen nur noch 2—6 % der angesetzten Tierzahl ihre Flügel ab. Nach 20 Tagen waren im allgemeinen nur noch 5—15 % der Versuchstiere beflügelt (vgl. Tab. 1). Bei der polygynen *F. rufa* waren nach 20 Tagen etwa 40—60 % entflügelt und bei der oligogynen nur 2 bis höchstens 25 %. Besonders bei den zahlreichen Versuchen mit *F. polyctena* zeigte sich, dass anfangs ein grösserer Prozentsatz der Versuchstiere entflügelt war als nach einigen Tagen. Dies war zu erwarten, wenn man die Entflügelungsrate, wie in Tab. 1 wegen des übersichtlicheren Vergleiches, jeweils in Prozent

der angesetzten Tierzahl angibt. Mit zunehmender Versuchszeit muss der so errechnete Prozentsatz selbst bei einer prozentual gleichbleibenden Entflügelung (bezogen auf die noch jeweils anwesende Tierzahl) abnehmen. Dies besagt, dass die *Weibchen eines Nestes hinsichtlich ihres Flügelabwurfs inhomogen sind*; einige warfen früher ihre Flügel ab, andere später, einige behielten sie bis zum Absterben nach 4—5 Wochen. Dies weist darauf hin, dass der Flügelabwurf nicht allein eine Funktion der evtl. zeitlich verschiedenen Geschlechtsreife zu sein scheint. Da auch bezogen auf die noch jeweils anwesende Tierzahl der relative Prozentsatz der Entflügelung anfangs meistens am grössten ist, lässt sich folgern, dass die Entflügelung zu Beginn der Versuche ihren Kulminationspunkt erreicht. Der Prozentsatz, der die Flügel nicht abwarf, war auch bei den untersuchten *F. polycytena*-Nestern verschieden; er schwankte zwischen 2—20 %. Es konnte die Beobachtung gemacht werden, dass sich verschiedene Nestverbände von *F. polycytena* unterschiedlich verhalten und so differenziert werden können. Ob Parallelen zu den chromatographisch differenzierten Typen bestehen, kann vorerst aus der hierfür zu geringen Versuchszahl nicht geschlossen werden. Um diese Frage zu klären, sind grössere Serienversuche notwendig.

2° FLÜGELABWURF BEI ANWESENHEIT VON MÄNNCHEN. — Hier sollen nur die Ergebnisse der Versuche besprochen werden, in denen Weibchen und Männchen eines Nestes oder artlich gleicher Nachbarnester verwendet wurden. Es treten deutliche Parallelen zum Flügelabwurf unbegatteter Weibchen auf. Werfen die Weibchen unbegattet leicht ihre Flügel ab, so finden wir auch in Anwesenheit von Männchen schon nach einem Tage einen hohen Prozentsatz (bis zu 60 % bei *F. polycytena*) entflügelte Weibchen. Jedoch bleibt auch hier fast immer ein geringer Prozentsatz der Weibchen übrig, die trotz starker Begattungsaktivität der anwesenden Männchen ihre Flügel nicht verlieren. Der Prozentsatz ist jedoch meistens etwas geringer als ohne Zusatz von Männchen. Am leichtesten begatten sich unter den gewählten Laboratoriumsbedingungen innerartlich *F. lugubris* und *F. polycytena*, dann folgt die polygyne *F. rufa*, wie bei den vorstehenden Versuchen ohne Männchen. Bei der oligogynen *F. rufa* gelingt die Begattung nicht immer, jedoch beobachtet man meistens gleichwohl einige entflügelte Tiere. Bei der *F. nigricans*-Gruppe treten in solchen Versuchen nur ganz vereinzelt entflügelte Weibchen auf. Dies war unabhängig von der Mono-, Oligo- oder Polygynie der Nester.

Ganz allgemein kann man beobachten, dass die *Entflügelungsspanne bei Anwesenheit von Männchen wesentlich, meist auf 3—5 Tage, verkürzt ist* (vgl. Tab. 1). Hierdurch kommt der Effekt einer Kopulation deutlich zum Ausdruck, denn bei weitaus der grössten Zahl der entflügelten Weibchen konnte im Receptaculum seminis Sperma nachgewiesen werden; bei den untersuchten geflügelten Tieren fanden wir dieses nie.

Es liegt nahe anzunehmen, dass mit dem Sperma Stoffe übertragen werden, die bei den Weibchen die Umstimmung anregen und den Flügelabwurf sowie die dann folgenden Reaktionen bewirken.

TAB. I. — ENTLÜGELUNGSVERSUCHE MIT *F. polyctena* Foerst. UNTER VERSCHIEDENEN VERSUCHSBEDINGUNGEN. Für alle aufgeführten Versuche wurden Weibchen aus dem gleichen Nest verwendet; alle Versuche wurden am gleichen Tage durchgeführt. Die entflügeltten Tiere wurden jeweils gezählt und in Prozent der angesetzten Gesamtzahl angegeben.

VERSUCHSTAG.	NORMALBEDINGUNGEN OHNE MÄNNCHEN.	NORMALBEDINGUNGEN MIT MÄNNCHEN.	Nach Unterkühlung von 50 Std.	Nach CO ₂ oder N ₂ Behandlung von 30 min.
1.	18	62	30	73
2.	8	15	15	10
3.	6	5	4,5	2
4.	4	2,5	3	—
5.	6	2,5	5	—
6.	6	2,5	3	—
7.	8	—	2	—
8.	8	—	—	—
9.	2	—	3	—
10.	—	—	—	—
11.	6	—	4	—
12.	6	—	3	—
13.	2	—	1	—
14.	—	—	4	—
15.	—	—	—	—
16.	—	—	3	—
17.	—	—	2	—
18.	2	—	—	—
19.	2	—	—	—
20.	—	—	—	—
SUMME der entflügeltten Weibchen.	84 %	89,5 %	82,5 %	85 %

3^o FLÜGELABWURF NACH UNTERKÜHLUNG. — Diese Versuche wurden lediglich mit *F. polyctena* durchgeführt. Nachdem die Tiere zwei Tage bei Zimmertemperatur und reichlicher Futtersversorgung belassen waren, kamen sie für 24—72 Stdn. in einen Kühltank. Die Glasschalen waren oben mit Kupfergaze bedeckt, damit der nötige Luftaustausch vor sich gehen konnte. Die Tiere befanden sich nicht direkt auf dem Glasboden, sondern auf einem unten mit Kupfergaze bespannten Einsatz, damit auch das abgegebene Kohlendioxyd infolge seiner Schwere nach unten diffundieren konnte und so die Tiere nicht beeinträchtigte. Werden die Tiere dann ins Terrarium zurückgegeben, beobachtet man alsbald eine Reihe von entflügeltten Weibchen. Der Prozentsatz der Entflügelung ist gegenüber dem der Tiere, die nicht unterkühlt wurden, anfangs etwas höher, später entsprechend etwas niedriger. Jedoch ist nach 20 Tagen Versuchsdauer in beiden Versuchsanordnungen kein Unterschied im Prozentsatz der entflügeltten Weibchen festzustellen.

Wir haben nun die Ursache dieses anfänglich vermehrten Flügelabwurfs

nach Unterkühlung zu ergründen versucht und zunächst den Gasstoffwechsel gemessen. Hierzu wurde ein Warburg-Apparat benutzt, der bekanntlich eine manometrische Messung zulässt. Die Versuche wurden im allgemeinen bei 24° C durchgeführt.

Die Untersuchungen ergaben, dass bei den unterkühlten Tieren zu Versuchsbeginn bei 24° C eine starke Kohlendioxydabgabe erfolgte, während der Sauerstoffverbrauch gegenüber den Kontrolltieren, die an 24° C adaptiert waren, gleichmässig um ein Drittel erhöht war (Tab. 2). Diese Kohlendioxyd-Speicherung bei tiefen Temperaturen konnte in noch stärkerem Masse bei Puppenstadien von *Formica* beobachtet werden (Schmidt, 1960). Ueber die Art und Weise dieser Speicherung ist nichts Sicheres bekannt. Dreyer (1932) fand bei *Formica ulkei* bei tiefen Temperaturen und während der Ueberwinterung einen Respiratorischen Quotienten (RQ) von 0,52. Dies deutet auf eine Veränderung des Stoffwechsels und vielleicht auf eine unvollständige Verbrennung hin. Es muss genauer untersucht werden, ob bei tiefen Temperaturen die Endoxydation gestört ist oder ob das Kohlendioxyd physikalisch in der Hämolymphe gelöst bzw. chemisch als Karbonat gebunden wird und deshalb nicht zur Abscheidung gelangt. Jedoch ist, wie die nachfolgenden Versuche zeigen, zu vermuten, dass diese Kohlendioxyd-Retention wohl nicht direkt aber indirekt mit dem beschleunigten Flügelabwurf nach Unterkühlung in Zusammenhang steht.

TAB. II. — SAUERSTOFFVERBRAUCH UND KOHLENDIOXYDABGABE VON JUNGEN WEIBCHEN VON *F. polyctena* Foerst. (Gramschatzer Wald, Nest Nr. 32), die entweder mehrere Tage an 24° C adaptiert oder zwei Tage unterkühlt waren (Protokollauszug). Bei letzteren betrug die Adaptationszeit an die Versuchstemperatur nur 45 min.

VERSUCHSZEIT.	NORMALE TIERE. Gewicht : 117,5 mg/4 ♀♀.			UNTERKÜHLTE TIERE. Gewicht : 106,5 mg/4 ♀♀.		
	mm ³ O ₂	mm ³ CO ₂	RQ	mm ³ O ₂	mm ³ CO ₂	RQ
0- 30 min.	37,6	32,6	0,87	54,9	61,1	1,11
30- 60 min.	31,1	26,0	0,84	36,6	42,9	1,17
60- 90 min.	37,6	34,3	0,91	47,2	48,8	1,03
90-120 min.	36,0	34,3	0,95	45,7	45,7	1,00
120-150 min.	36,0	30,9	0,86	47,2	47,2	1,00
150-180 min.	29,4	24,4	0,83	44,2	42,6	0,96
180-210 min.	32,7	31,0	0,95	45,7	44,2	0,97
210-240 min.	32,7	29,4	0,90	47,2	44,1	0,93

4° FLÜGELABWURF NACH NARKOSE. — Wie bereits eingangs erwähnt wurde, führten wir diese Versuche im wesentlichen mit Kohlendioxyd und sauerstoffreiem Stickstoff durch, nachdem es sich herausgestellt hatte, dass eine Aethernarkose keine spürbare Wirkung hatte. Anlass zu diesen Narkoseversuchen gab die Beobachtung, dass die Weibchen aus reichlich gefüllten nicht genügend durchlöchernten Fangflaschen nach Einbringen ins Terrarium zu einem hohen Prozentsatz ohne Begattung ihre Flügel

abwarfen. Ein Flügelabwurf kann auch nach Aethernarkose beobachtet werden, wenn nicht für eine ausreichende Luftversorgung Sorge getragen wird.

Das Ergebnis dieser Narkoseversuche zeigt Tab. 1. Ueberraschenderweise konnten wir zunächst durch Kohlendioxyd- und dann auch durch Stickstoff-Narkose bei *F. polyclena*-Weibchen den Flügelabwurf stark beschleunigen. Sogleich nach dem Erwachen der Tiere beginnen die in Abb. 1 gezeigten Verhaltensreaktionen, die dann zum Flügelabwurf führen. Die Entflügelung war wiederum bei den untersuchten Nestern und Artgruppen recht verschieden. Während sie bei *F. polyclena* relativ leicht gelingt, erhält man bei Weibchen der *F. nigricans*-Gruppe keinen oder einen prozentual sehr geringen Flügelabwurf. In der letztgenannten Artgruppe konnten durch Narkose maximal nur 15 % entflügelte Weibchen erhalten werden. *F. rufa* wurde in diesem Zusammenhang nicht untersucht.

Auch die Dauer der Narkose hatte einen Einfluss. Um hierzu generelle Aussagen machen zu können, sind jedoch noch weitere Versuche mit exakt reproduzierbarer Technik nötig. Die Versuche geben zur Vermutung Anlass, dass mit Hilfe der Kohlendioxyd-Narkose-Technik eine weitere inner- und ausserartliche Differenzierung der Gattung *Formica* erreicht werden könnte.

Auffallend ist bei diesen Narkoseversuchen wiederum die Parallele zu den Ergebnissen der vorstehenden Kapitel hinsichtlich des unterschiedlichen Flügelabwurfs der verschiedenen Arten. Man erkennt deutlich, dass *die Begattungsfreudigkeit im Experiment direkt proportional dem Flügelabwurf nach Kohlendioxyd-Narkose ist*. Auffallend ist hier auch die Parallele, dass die Begattungsfreudigkeit der Weibchen, die im Narkose-Versuch ihre Flügel nicht abgeworfen haben, nach Zusatz von Männchen gering ist.

Entflügelungsversuche bei Männchen durch Kohlendioxyd-Narkose fielen, wie zu erwarten, negativ aus. Das gleiche Ergebnis zeigten Versuche mit geflügelten schwarmbereiten männlichen und weiblichen Termiten der Art *Kaloterms flavicollis*. Bei Termiten sind, wie es scheint, andere Mechanismen für den Flügelabwurf verantwortlich. Hier werden nach Zusammenfinden der Geschlechter ohne vorangegangene Begattung und Geschlechtsreife in beiden Geschlechtern die Flügel abgeworfen, während dies bei Ameisen normalerweise erst nach der Begattung nur bei Weibchen erfolgt und durch Begattung erst ausgelöst wird.

Bei den Narkose-Versuchen mit Kohlendioxyd liegt die Deutung nahe, dass vielleicht eine Kohlendioxyd-Anreicherung im Körper den Flügelabwurf stimuliert. Dagegen weisen die Versuche mit Stickstoff darauf hin, dass der Sauerstoffmangel, der ja in beiden Versuchsanordnungen herrscht, zum beschleunigten Flügelabwurf führt. Sauerstoffmangel bewirkt eine Störung der Endoxydation und eine Anreicherung von Gärungsprodukten, insbesondere Milchsäure (Davis und Slater, 1926, 27 und 28). Oft reagiert der Organismus auf eine Behinderung der Atmung mit einer erhöhten Gärung. Aus den Versuchen lässt sich demnach ableiten, *dass der Flügelabwurf der Weibchen durch eine Anreicherung von Gärungsprodukten*

beschleunigt wird. Dies ist vermutlich auch die Ursache für den Flügelabwurf in den Unterkühlungsversuchen, so dass Sauerstoffmangel und Aussetzen der Tiere tiefen Temperaturen zum qualitativ gleichen Ergebnis führen können. Wieweit hierbei hormonelle Regulationen und ihre Änderungen eine Rolle spielen, muss noch untersucht werden. Bereits früher konnte gezeigt werden (Gösswald, 1933), dass auch andere Vorgänge, wie Koloniegründung, Abtötung konkurrierender Weibchen untereinander sowie Abtötung von Wirtsameisen-Weibchen durch parasitische Weibchen (*Epimyrma gösswaldi*), mit der Begattung erst ausgelöst werden. Diese Reaktionen dürften durch hormonale Faktoren gesteuert werden, ebenso wie die Abtötung der entflügelten begatteten Weibchen der monogynen *F. rufa* durch nesteigene Arbeiterinnen (Gösswald, 1941). Es muss hier noch geprüft werden, ob auch nicht begattete, durch Narkose entflügelte Weibchen ähnlich behandelt werden.

II. — PAARUNGSVERHALTEN INNERHALB DER ARTGRUPPEN.

Wie erwähnt wurde, zeigen die untersuchten *Formica*-Arten in den benutzten Glasterrarien eine sehr unterschiedliche Begattungsfreudigkeit, so dass die Versuchsergebnisse nur mit solchen unter gleichen Bedingungen gewonnenen vergleichbar sind. In der Kopulationsbereitschaft unterscheiden sich die eigentlichen Waldameisen (*F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. rufa*) von den sog. Wiesenameisen (*F. nigricans*, *F. nigricans pratensis*, *F. cordieri*) sehr deutlich. Während die Waldameisen eine meist starke Flugaktivität zeigten, verhielten sich die Wiesenameisen sehr träge und verharreten meistens am Boden des Terrariums. Unter den Waldameisen entfalteten *F. lugubris* und *F. polyctena* die stärkste Aktivität.

Bei der Auswertung der folgenden Kopulationsversuche wird, wie eingangs erwähnt, nicht der Flügelabwurf gezählt, sondern nur dann von einer Begattung gesprochen, wenn diese beobachtet oder durch die Untersuchung des Receptaculum seminis bewiesen werden konnte.

10 BEGATTUNG ZWISCHEN VERSCHIEDENEN KOLONIEN INNERHALB DER *F. polyctena*-Gruppe. — Im vorstehenden Kapitel wurden bereits die Versuche besprochen, die mit Geschlechtstieren eines Nestes oder aus Nachbarnestern durchgeführt wurden. Hier beobachteten wir immer einen hohen Prozentsatz entflügelte Weibchen, die infolge Begattung ihre Flügel abwarfen. Die Männchen und Weibchen von *F. polyctena* sind immer so begattungsfreudig, dass nach Zusammenbringen sofort Kopulae beobachtet werden können (Abb. 3). Selbst vereinzelt anwesende grosse Arbeiterinnen wurden von den Männchen belästigt. Diese reagierten jedoch unspezifisch und wandten den Kopf zur Seite, als wollten sie Futter anbieten. Dagegen konnte bei *Lasius niger* früher zwischen Männchen und Arbeiterinnen eine Kopula beobachtet werden (Gösswald, 1938). In einigen Stunden war meistens schon der Hauptteil der Weibchen entflügelt, was

sonst nur durch Kohlendioxyd- oder Stickstoff-Narkose zu erreichen war. Die Begattungsfreudigkeit der Geschlechtstiere von *F. polycytena* konnte nicht gemindert werden, wenn man diese aus zwei weiter entfernt gelegenen Kolonien zusammenbrachte, jedoch war die Zahl der beobachteten Kopulationsversuche sowie die geglückten Kopulae mitunter recht unterschiedlich. Wenn wir in diesen Versuchen den Flügelabwurf zählten, so fanden wir in 17 von 20 Versuchen eine Entflügelung von 85—100 % innerhalb von 3—5 Tagen, in den restlichen drei Versuchen in der gleichen Zeit zweimal 65 % und einmal sogar nur 46 % entflügelte Weibchen. Unter



Abb. 3. — Begattungsszene bei *F. polycytena* Foerst. Photo : Dr. F. Köhler.

Berücksichtigung der in Tab. 1 angegebenen Leerwerte erfolgten im letzten Fall sehr wenig Kopulationen. In diesem Versuch wurde trotz starker Begattungsfreudigkeit in beiden Geschlechtern nur eine Kopula beobachtet. Da es sich hierbei immer um grössere Versuchsreihen mit z. B. Weibchen gleicher und Männchen verschiedener Herkunft handelt oder umgekehrt, die parallel durchgeführt wurden, ist ein Zufallsergebnis praktisch ausgeschlossen. In unseren Fällen paarten sich Weibchen aus Marktheidenfeld schlecht oder fast kaum mit Männchen aus Kitzingen ; Männchen der gleichen Herkunft zeigten einen Monat später auch gegenüber Weibchen aus Gramschatz eine geringe Kopulationsaktivität, während sie mit Weibchen aus Kist zu 100 % kopulierten.

Hieraus ergibt sich, dass die *Kopulationsaktivität innerhalb der F. polycytena-Gruppe nicht einheitlich ist*. Noch grössere Unterschiede könnten auftreten in Versuchen mit Geschlechtstieren aus sehr weit entfernt gelegenen Kolonien, die uns leider nicht in genügendem Masse zur Verfügung standen. Unsere Beobachtungen lassen stark vermuten, dass Duftstoffe hierbei eine grosse Rolle spielen, zumal rein mechanisch nach den Untersuchungen von Schug (1960) keine anatomischen Kopulationssschranken bestehen. Besonders im Versuch mit nur 46 % entflügelten Weibchen

war deutlich zu sehen, dass Männchen und Weibchen trotz starker Schwarmbereitschaft in beiden Geschlechtern nebeneinander herliefen, ohne voneinander Notiz zu nehmen. In allen Fällen handelte es sich um Geschlechtstiere aus polydomen Kolonieverbänden.

2° KOPULATIONSBEREITSCHAFT INNERHALB DER *F. rufa*-Gruppe. — Wir haben Geschlechtstiere aus polygynen und oligogynen Nestern von *F. rufa* auf ihr Begattungsverhalten untersucht. Einwandfrei monogyne *F. rufa* stand uns für diese Versuche nicht zur Verfügung. Die Kopulationsbereitschaft ist im ganzen geringer als bei *F. polycтена*, jedoch bei der polygynen *F. rufa* stärker als bei der oligogynen. Wir konnten in zwei Versuchen bei Männchen der polygynen *F. rufa* aus zwei verschiedenen Kolonieverbänden und Weibchen der oligogynen *F. rufa* gleicher Herkunft sofortige Kopulae beobachten. Die Flügel wurden jedoch nur zu 38 und 40 % abgeworfen. In zwei weiteren Versuchen mit Männchen aus zwei verschiedenen oligogynen Nestern und Weibchen gleicher Herkunft, wie in den eben genannten Versuchen, betrug der Flügelabwurf 29 und 58 %; Kopulae wurden nur vereinzelt beobachtet. Die Begattungsbereitschaft der polygynen *F. rufa* ist grösser als die der oligogynen.

In einem Versuch konnten wir beobachten, dass sich Männchen und Weibchen der oligogynen *F. rufa* nicht paarten, auch warfen die Weibchen nicht ihre Flügel ab. Die Gründe hierfür sind unbekannt. Hier kann vielleicht die Beobachtung weiterhelfen, dass bei der monogynen *F. rufa* am Mutternest begattete Weibchen sofort danach abgetötet werden, während dieses bei polygynen Nestern nicht der Fall ist (Gösswald, 1941). Es scheint eine gewisse im Versuch ausbleibende Flugaktivität notwendig zu sein, damit eine Begattung zustande kommt. Hierdurch werden die Weibchen normalerweise vom Nest weggeführt und bleiben für die Fortpflanzung erhalten. Überhaupt scheinen für *F. rufa* zum Fliegen höhere Temperaturen benötigt zu werden als für *F. polycтена*. Leider konnten wir Männchen und Weibchen aus dem selben Nest von *F. rufa* für unsere Versuche nicht erhalten. Talbot (1959) konnte nämlich eine deutliche Abhängigkeit des Ausschwärmens von der Temperatur bei amerikanischen *Formica*-Arten feststellen. Es zeigten sich artliche Unterschiede. Während *F. obscuripes* nur zwischen 21 und 27° C fliegt, schwärmt *F. ulkei* zwischen 15 und 23° C.

Um allgemeinere Aussagen machen zu können, sind hier zahlreiche weitere Versuche nötig; die aufgeführten können vorerst nur als richtungsweisend angesehen werden.

Aus einem Versuch (oligogyne Männchen aus Gramschatz und oligogyne Weibchen aus Werneck) wurden die entflügelten Weibchen in Laborzucht genommen. Nach der Winterruhe auf dem Dachboden des Instituts legten sie Eier. Diese entwickelten sich bis zur Verpuppung; es waren Arbeiterinnen-Puppen. Dann trat eine starke Vermilbung ein und die Tiere starben allmählich ab. Immerhin zeigt der Versuch, dass eine erfolgreiche Begattung unter Laborbedingungen gelungen sein dürfte.

3^o BEGATTUNG INNERHALB DER *F. nigricans*-GRUPPE. — Wie oben erwähnt wurde, unterscheidet sich das Verhalten der Tiere dieser Gruppe deutlich von dem der anderen. Die Tiere schwärmten bei den Versuchstemperaturen nicht; erst bei Temperaturerhöhung oder Rotlichtbestrahlung wurden sie aktiver. Es scheinen auch hier höhere Temperaturen zum Fluge notwendig zu sein. Aber auch nach Temperaturerhöhung haben wir keine Kopula beobachten können. Auch die polygyne *F. nigricans pratensisoides* verhielt sich hierbei gleich den übrigen. Wahrscheinlich sind die Versuchsterrarien für Begattungsversuche mit „Wiesenameisen“ nicht geeignet, wie schon 1943 im Ameisenwald von Eberswalde bei Berlin beobachtet werden konnte.

Zu erwähnen wäre hier noch das unterschiedliche Verhalten von *F. nigricans* und *F. cordieri*, die sich bisher nur anhand der Weibchen unterscheiden lassen. Im Terrarium sammelten sich die Geschlechtstiere von *F. cordieri* in lockeren Häufchen an, während sich diejenigen von *F. nigricans* über den Boden mehr oder weniger gleichmässig verteilten. Neuerdings konnten wir in Zusammenarbeit mit Herrn Prof. Dr. Pavan, Pavia (Italien), noch weitere Differenzierungsmerkmale zwischen diesen beiden nebeneinander vorkommenden Formen finden, so dass es sich hier wohl um zwei verschiedene Arten handeln dürfte.

Die Begattungsversuche zeigen in Übereinstimmung mit früheren Beobachtungen, dass hier bei der *F. nigricans*-Gruppe nicht die Polygynie für die Kopulationsbereitschaft entscheidend ist, wie man zunächst beim Vergleich mit *F. rufa* vermuten könnte. *Die den Arten bei der Begattung eigenen Verhaltensweisen sind hier im Laboratorium von der Königinnenzahl des Nestes weitgehend unabhängig.*

III. — KREUZUNGSVERSUCHE MIT ANSCHLIESSENDEN ZUCHTKONTROLLEN.

Besonders interessant waren Begattungsversuche mit Geschlechtstieren aus verschiedenen Artgruppen. Wir hofften, auf diese Weise phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen aufdecken zu können. Weiterhin sind solche Versuche zur Klärung des Art- und Rassenproblems unerlässlich. Auch hier werteten wir als erfolgreiche Begattung nur die beobachteten Kopulae bzw. Spermaübertragung.

1^o *F. polyclena* × *F. lugubris*. — Diese beiden meist polygyne *Formica*-Arten zeigten unter unseren Versuchsbedingungen im männlichen sowie im weiblichen Geschlecht eine sehr grosse Begattungsbereitschaft. Drei von uns durchgeführte Versuche mit Männchen und Weibchen beider Arten hatten ein sehr überraschendes Ergebnis. Die Männchen behandelten die Weibchen wie arteigene, ja sie waren mitunter sogar noch aktiver, obwohl beide Arten sich in ihrer Verbreitung nahezu ausschliessen. Viele Kopulae wurden beobachtet und die Spermaübertragung festgestellt. Die Versuche hatten praktisch das gleiche Ergebnis wie die innerartlichen bei *F. polyclena*,

obwohl die Arten sich morphologisch sehr deutlich und unzweifelhaft unterscheiden lassen. Keinen Unterschied ergab die Untersuchung der männlichen Kopulationsorgane. Oft waren die Weibchen durch die ständigen Kopulae so erschöpft, dass sie vorzeitig starben ohne die Flügel abzuwerfen. Eine mehrmalige Begattung wurde nicht nur hier sondern auch in vorstehenden Versuchen beobachtet. Selbst entflügelte Weibchen wurden noch begattet, wenn sie nicht sofort negative phototaktisch reagierten und sich verkrochen (6). In 4—5 Tagen waren 95, 81 bzw. 58 % der Weibchen entflügelt.

Die entflügelten ca. 100 *lugubris*-Weibchen haben wir im Freiland mit Arbeiterinnen von *F. polyctena* in einem Waldameisen-freien Waldbezirk im Sommer 1959 ausgesetzt, um Nachzucht zu erhalten. Die Anweisung gelang ohne Schwierigkeiten. Das Nest spaltete sich jedoch bald in drei auf und zeigte eine starke Wanderungstendenz, die jedoch bei Waldameisenvermehrungen keine Seltenheit ist. Im Frühjahr sowie im Sommer 1960 konnten wir weder Geschlechtstier- noch Arbeiterinnenbrut beobachten, nachdem sich die Nester wieder zu einem vereinigt hatten. Das endgültige Ergebnis muss abgewartet werden.

2° *F. polyctena* × *F. rufa*-Gruppe. — Zwischen diesen beiden Artgruppen, die in der Natur nebeneinander verbreitet sind, wobei allerdings *F. polyctena* meist etwas früher schwärmt als *F. rufa*, die Schwarmzeiten sich jedoch überschneiden können, war eine Kopula schon seltener zu beobachten. Wir sahen in 25 Versuchen nur zwischen Männchen der polygynen *F. rufa* aus Kitzingen und Weibchen von *F. polyctena* aus Gramschatz und Kitzingen Kopulae; weiterhin begatteten sich Männchen der polygynen *F. rufa* aus Gemünden-Karsbach und *F. polyctena*-Weibchen aus Arnhem/Holland. Keine Begattung fand zwischen den genannten *F. rufa*-Männchen aus Kitzingen und *F. polyctena*-Weibchen aus Kist bei Würzburg statt. Leider standen uns polygyne *F. rufa*-Weibchen für Begattungsversuche mit *F. polyctena*-Männchen nicht zur Verfügung. Zwischen Männchen und Weibchen der oligogynen *F. rufa* und *F. polyctena*, beide aus verschiedenen Herkunft, wurden nur in einem von 16 Versuchen Kopulae beobachtet, obgleich beide Geschlechter immer stark schwärmten. Bei dem erfolgreichen Versuch wurden Männchen von *F. rufa* wahrscheinlich oligogyn aus Rimpar bei Würzburg und Weibchen von *F. polyctena* aus Werneck verwendet. Selbst entflügelte Weibchen wurden begattet. Innerhalb des ersten Versuchstages war bereits die Hälfte der Weibchen entflügelt. In Versuchen mit Männchen gleicher Herkunft und Weibchen von einer oligogynen *F. rufa* aus Werneck wurden keine Kopulae beobachtet. Der Flügelabwurf betrug jedoch nach 5 Tagen 57 %. Es wurde nicht untersucht, wie viele Königinnen im *F. rufa*-Nest in Rimpar vertreten sind, da es dazu zerstört werden müsste.

(6) Auch im Wald konnte beim Anweiseln von bereits begatteten Königinnen deren nochmalige Begattung durch zugeflogene Männchen beobachtet werden.

Wiederum zeigt sich, dass sich die *F. rufa*-Gruppe auch in diesen Begattungsversuchen sehr uneinheitlich verhält.

Folgende Tabelle gibt zum Vergleich einen Auszug aus den Protokollen zum Flügelabwurf wieder :

Aus Tab. 3 geht deutlich hervor, dass der Flügelabwurf bei beobachteten Kopulae anfangs verstärkt vor sich geht. Verhalten sich beide Geschlechter neutral, so ist hier bei Anwesenheit von Männchen auffallend, dass der Flügelabwurf der Weibchen fast immer verzögert ist im Gegensatz zu den Versuchen ohne Männchen in Tab. 1. Die nähere Ursache hierfür ist unbekannt. Weiterhin zeigen die Versuche, dass sich *polygyne F. rufa*-Männchen mit *F. polycтена*-Weibchen mitunter besser paaren als mit *oligogynen F. rufa*-Weibchen.

TAB. III. — ENTLÜGELUNG IN PROZENT DER ANGESETZTEN WEIBCHEN IN KREUZUNGSVERSUCHEN ZWISCHEN *F. rufa* UND *F. polycтена*.

<i>ru</i> -♂♂ (Kitzingen) <i>pol</i> -♀♀ (Kitzingen)	<i>ru</i> -♂♂ (Kitzingen) <i>pol</i> -♀♀ (Gramschatz)	<i>ru</i> -♂♂ (Kitzingen) <i>pol</i> -♀♀ (Kist)	<i>ru</i> -♂♂ (Kitzingen) <i>ru</i> -♀♀ (Werneck)
1. Tag 57	38	—	21
2. Tag 8	12	14	21
3. Tag 9	4	13	—
4. Tag 4	—	—	—
5. Tag 8	—	—	—
86 %	54 %	27 %	38 %
polygyne <i>F. rufa</i>			polygyne <i>F. rufa</i> . oligogyne <i>F. rufa</i> .

<i>ru</i> -♂♂ (Werneck) <i>pol</i> -♀♀ (Kist)	<i>ru</i> -♂♂ (Gramschatz) <i>pol</i> -♀♀ (Marktheidenfeld)	<i>ru</i> -♂♂ (Werneck) <i>pol</i> -♀♀ (Gramschatz)
1. Tag —	9	—
2. Tag —	2	—
3. Tag 19	5	6
4. Tag 6	5	—
5. Tag 30	11	8
54 %	32 %	14 %
oligogyne <i>F. rufa</i> .		

Von zwei Versuchen wurden die entflügelten *F. polycтена*-Weibchen mit Arbeiterinnen aus dem selben Nest zur Zucht im Labor angesetzt. Nach einigen Wochen beobachteten wir zahlreiche Eier und Junglarven, die jedoch wieder verzehrt wurden. Es trat dann auch hier eine starke Vermilbung ein, die uns veranlasste die Versuche wieder aufzulösen.

Leider ist es bisher unter Laborbedingungen sehr schwierig, *Formica*

zu züchten, was den Beweis einer gelungenen Kreuzung und Untersuchung der eventuellen Nachkommen sehr erschwert.

3° *F. polyctena* × *F. nigricans*-Gruppe. — Die Beobachtung, dass sich die polygyne *F. rufa* gegenüber *F. polyctena* auffallend kopulationsbereiter verhält als die oligogyne, veranlasste uns, besonders die Begattung zwischen der polygynen *F. nigricans pratensoides* und *F. polyctena* zu prüfen. Wir verwendeten in diesen Versuchen stets Männchen von *F. nigricans pratensoides* und Weibchen von *F. polyctena* verschiedener Herkunft. In keinem Falle wurde eine Kopula festgestellt. Die Entflügelung der unbegatteten Weibchen war ähnlich wie in Versuchen ohne Männchen. Eine Verzögerung des Flügelabwurfs wie in den Versuchen mit *F. rufa* fanden wir hier nicht.

In drei Kreuzungsversuchen zwischen *F. polyctena* und der oligogynen *F. nigricans* beobachteten wir einmal eine Kopula zwischen einem Männchen von *F. polyctena* und einem Weibchen von *F. nigricans*. Sonst verhielten sich die Tiere, wie zu erwarten, neutral. Aus einem anderen Versuch, in dem Männchen von *F. nigricans pratensoides* mit Weibchen von *F. polyctena* zur Begattung zusammengebracht waren, wurde nur bei einem von 16 entflügelten Weibchen in der Bursa copulatrix ein agglutiniertes Spermapropf festgestellt; alle anderen wiesen keine Zeichen einer Spermaübertragung auf.

Alle entflügelten Weibchen, die nicht für Spermauntersuchungen abgetötet wurden, nahmen wir in Laborzucht. Nach Überwinterung auf dem Dachboden des Instituts wurden in den Sommermonaten lediglich einige Männchen aufgezogen. Auch diese Versuche mussten schliesslich infolge starker Vermilbung aufgelöst werden. Der Beweis für eine fruchtbare Kreuzung konnte deshalb nicht erbracht werden.

4° *F. rufa* × *F. lugubris*. — Sehr interessant war der Versuch mit Männchen einer oligogynen *F. rufa* aus Gramschatz und Weibchen von *F. lugubris* aus Italien. Beide Geschlechter waren schwarmfreudig. Die Männchen liefen hinter den Weibchen her, versuchten zu kopulieren, jedoch die Versuche scheiterten; es kam keine Kopula zustande im Gegensatz zu *F. polyctena*. Auffallend war weiterhin, dass ein Betteln der Männchen um Futter von den Weibchen nicht beantwortet wurde. Die Weibchen wichen stets aus, während wir zwischen *F. polyctena* und *F. rufa*, ja sogar zwischen *F. polyctena* und *F. nigricans*, zahlreiche Fütterungsszenen beobachten konnten. Es scheint, als wenn die Begattung zwischen *F. rufa* und *F. lugubris* durch eine Schranke in der Verständigung verhindert wird. In der Natur sind beide Arten nebeneinander anzutreffen. Leider standen uns von *F. lugubris* zu wenig Geschlechtstiere zur Verfügung, um diese aufschlussreichen Versuche im grossen Rahmen durchführen zu können.

5° *F. rufa* × *F. nigricans*-Gruppe. — Für diese Versuche wurden jeweils Männchen der polygynen oder oligogynen *F. rufa* und Weibchen

von *F. nigricans* bzw. *F. cordieri* verschiedener Herkunft verwendet. Eine Begattung war, wie bei den Versuchen *F. polycтена* \times *F. nigricans*, normalerweise nicht zu beobachten. Nur in einem Falle kopulierte ein Männchen der oligogynen *F. rufa* aus Werneck mit einem *F. cordieri*-Weibchen aus Gramschatz. Von allen angesetzten Versuchstieren war nach fünftägiger Versuchsdauer nur dieses Weibchen entflügelt.

E. — Besprechung der Ergebnisse und die sich ergebenden Folgerungen.

Das Verhalten der Ameisenweibchen nach erfolgter Begattung ist von dem solitärer Insekten deutlich verschieden. Im Gegensatz zu letzteren werfen sie ihre Flügel ab, die Flugmuskulatur degeneriert und liefert wichtige Reservestoffe für die Eiproduktion. In der Literatur konnten wir über ähnliche Begattungsversuche bei Ameisen ausser den vorangegangenen eigenen keine Angaben finden. Die Ergebnisse sind somit im Rahmen der Biologie und Systematik der Gattung *Formica* ein interessanter Beitrag. Darüberhinaus erweitern sie unsere Kenntnisse in verhaltensphysiologischer Hinsicht.

In den vorliegenden Versuchen haben wir uns im wesentlichen auf eine nähere Untersuchung der Ursachen des Flügelabwurfs der Ameisen im Zusammenhang mit ihrem Begattungsverhalten beschränkt. Wir konnten dabei beobachten, dass der Flügelabwurf allein nicht unbedingt als Merkmal für erfolgte Begattung gewertet werden kann, denn auch ohne Anwesenheit von Männchen trat allmählich eine Entflügelung der Weibchen ein. Experimentell erzielten wir einen beschleunigten Flügelabwurf durch Kohlendioxyd- und Stickstoff-Narkose, sowie durch Unterkühlung. Aus unseren Versuchen ergibt sich die Arbeitshypothese, dass wenigstens bei unbegatteten Weibchen der Flügelabwurf durch eine Anreicherung von Gärungsprodukten, die vielleicht eine hormonale Sekretion anregen, ausgelöst werden könnte. Auch bei begatteten Weibchen ist diese Hypothese vertretbar unter der Annahme, dass mit dem Sperma Stoffe übertragen werden, die ähnlich wirken wie die untersuchten Aussenfaktoren. Um diese Hypothese zu beweisen, sollen die Stoffwechselversuche mit Weibchen nach verschiedener Vorbehandlung auf breiter Basis fortgesetzt werden. Weiterhin soll versucht werden, die Gärungsprodukte zu isolieren, um nachher durch Injektion ihre Wirkung zu prüfen. Im Vordergrund stehen auch Untersuchungen über die Frage, ob überhaupt hormonelle Faktoren beim Flügelabwurf beteiligt sind oder ob lediglich eine Veränderung der Körpersäfte (vgl. dazu Bodine, 1928, Slater, 1928, Harnisch, 1930) über zentralnervöse Zentren das Tier dazu veranlasst, seine Flügel abzubrechen. Dass es sich dabei um keinen unspezifischen Reiz handelt, geht aus den Narkose-Versuchen mit Aether hervor, die keinen Flügelabwurf auslösten.

Der Flügelabwurf ist zeitlich gesehen inner- und ausserartlich bei den *Formica*-Arten sehr unterschiedlich, was experimentell durch Narkose-

wirkung bestätigt werden konnte. Während zwischen den untersuchten Ameisen und Termiten ein qualitativer Unterschied in der Auslösung des Flügelabwurfs zu bestehen scheint, ist es offenbar bei den Ameisenarten untereinander nur ein quantitativer; denn wir konnten durch Narkose bei allen untersuchten *Formica*-Arten einen Flügelabwurf erzielen. Auffallend war, dass die Weibchen der *Formica*-Arten, bzw. Nester, die sich leicht und zu einem hohen Prozentsatz durch Narkose entflügeln liessen, auch zu einem hohen Prozentsatz mit gleichartigen Männchen kopulierten. Weiterhin zeigte sich, dass die Weibchen, die nach Narkose ihre Flügel nicht abwarfen, auch wenig begattungsfreudig waren. Es besteht demnach eine direkte Relation zwischen Entflügelungsrate und Begattungsbereitschaft. Die innerartliche Begattung wird damit zu einem Problem des Flügelabwurfs. Ausserdem konnte festgestellt werden, dass zur gleichen Zeit schwärmende Weibchen auch unter Normalbedingungen zeitlich unterschiedlich ihre Flügel abwerfen und somit physiologisch nicht einheitlich sind. Hierauf wird besonders bei Stoffwechselversuchen zu achten sein.

Bevor auf die Besprechung der Begattungsversuche näher eingegangen wird, sollen zunächst die Faktoren analysiert werden, die bei Insekten für die Kopulationsstimmung und die hier bei *Formica* beobachtete unterschiedliche Begattungs- und Schwarmbereitschaft in Frage kommen. Aus Kastrationsversuchen an *Polistes*, *Lymantria*, *Grillus* und *Dytiscus* geht eindeutig hervor, dass die Geschlechtsorgane in beiden Geschlechtern für eine Kopulationsbereitschaft nicht notwendig sind (Oudemans, 1899, Regen, 1910, Blunk, 1912 und 13, Deleurance, 1948). Ähnliches ergibt sich aus der auch bei Ameisen bestehenden Tatsache, dass zur Zeit der Begattung die Ovarien noch nicht voll entwickelt sind (vgl. auch Weber, 1931). Bei *Dytiscus*-Männchen soll nach Blunk für die geschlechtliche Aktivität ein nervöser Impuls verantwortlich sein, der von den akzessorischen Drüsen ausgeht. Vielleicht werden durch ähnliche Vorgänge die Geschlechtstiere der Ameisen in Schwarmstimmung versetzt.

Für das Zustandekommen einer Kopula können sehr verschiedene Faktoren entscheidend sein, wie z. B. Duftstoffe, Verhaltensweisen, Zirptöne, Leuchtorgane, Farbe u. ä. Sie sind bei den einzelnen Insektengruppen verschieden vorherrschend. Teilweise können mehrere zusammenwirken. Welche Faktoren für *Formica* massgebend sind, ergibt sich aus der folgenden Ausführung.

Eine unterschiedliche Begattungsfreudigkeit zwischen verschiedenen Nestern der gleichen Art konnte zunächst bei *F. polyctena* beobachtet werden. Jedoch war ein abweichendes Begattungsverhalten zwischen den untersuchten Kolonieverbänden nicht häufig. Dagegen liess sich die *F. rufa*-Gruppe deutlich in zwei Formen trennen. Während Männchen aus polygynen *F. rufa*-Nestern mit *F. polyctena*-Weibchen kopulierten, fanden wir dieses bei oligogynen *F. rufa*-Männchen nicht. Jedoch werden *F. polyctena*-Weibchen nicht aus allen Kolonieverbänden begattet; es bestehen hier graduelle Unterschiede. Aber auch zwischen polygynen *F. rufa*-Männchen

und oligogynen *F. rufa*-Weibchen konnten wir Kopulae beobachten. Die Zahl war jedoch geringer. Allerdings ist hierbei die grössere Begattungsbereitschaft der *F. polychrysa*-Weibchen ganz allgemein zu berücksichtigen. Dass die *F. rufa*-Gruppe nicht einheitlich ist, konnten wir auch an einer biometrischen Studie aufzeigen (Gösswald und Schmidt, 1960).

Aus den Kopulationsversuchen geht hervor, dass von der sehr kopulationsfreudigen polygynen *F. polychrysa* in der Kopulationsbereitschaft ein gleitender Übergang bis zur wenig begattungsfreudigen monogynen *F. rufa* besteht, wobei sich die Extremen nicht mehr begatten. Wie sich dieses Verhalten in der Natur auswirkt, ist schwer abzuschätzen. Da keine morphologischen Kopulationsschranken gegeben sind (Schug, 1960) und wenigstens teilweise auch keine Duftstoffe trennend wirken, ist eine Begattung zwischen diesen Artgruppen, die ja nebeneinander vorkommen, auch in der Natur denkbar. Jedoch wird diese Frage erst dann akut, wenn experimentell bewiesen werden kann, dass die gekreuzten Weibchen sich im weiblichen Geschlecht weiter vermehren und die Nachkommen wieder fruchtbar begattet werden können. Ein Vergleich mit dem Paarungsverhalten von *Drosophila*, das von Hoenigsberg, Santibanez und Sironi (1959) näher untersucht wurde, zeigt, dass hier ähnliche Verhältnisse vorliegen. Auch hier sind die Männchen die aktiveren, während die Weibchen das Verhalten der Männchen bestimmen. Werden Männchen mit Weibchen aus anderen Lokalstämmen zur Kopula zusammengebracht, so gelingt diese nicht so gut wie mit Weibchen aus demselben Stamm. Hat das Männchen die Wahl zwischen mehreren Weibchen, so wird das des eigenen Stammes bevorzugt. Die Autoren sehen hierin eine beginnende Isolation, die ähnlich bei Waldameisen, vielleicht schon im verstärkten Masse, vorliegen könnte. Einen weiteren Beitrag zu diesem Problem lieferten Santibañez und Waddington (1958).

Vorerst lässt das Kopulationsverhalten zwischen *F. polychrysa* und *F. rufa* wenig Deutung zu, zumal auch die Begattung der morphologisch sehr deutlich abtrennbaren *F. lugubris* mit *F. polychrysa* fast 100%ig gelingen kann. Allerdings sind die beiden Arten geographisch nur in Einzelfällen nebeneinander verbreitet. *F. lugubris* ist eine typische Gebirgsform, während *F. polychrysa* im wesentlichen in der Ebene vorkommt. Während zwischen diesen beiden Arten keine Begattungsschranken bestehen und eine Kreuzung, sollte sie überhaupt fruchtbar sein, durch die geographische Verbreitung verhindert wird, kommt wenigstens zwischen der oligogynen *F. rufa* und *F. lugubris*, deren Verbreitungsgebiete sich stark überschneiden, keine Begattung zustande. Wie konnten beobachten, dass die Kopulation durch eine Schranke in der Verständigung bzw. im Verhalten der Tiere verhindert wird.

Innerhalb der *F. nigricans*-Gruppe konnten wir keine Kopulae feststellen. Mit anderen Arten gelingt eine Begattung nur in Ausnahmefällen und dann nach unseren Versuchen sicherlich unfruchtbar. Hier scheinen Begattungsschranken nicht nur durch verschiedenes Verhalten sondern auch durch verschiedenartige Duftstoffe zu bestehen, denn die Männchen der

Waldameisen verhielten sich gegenüber den Weibchen der *F. nigricans*-Gruppe neutral, während *F. nigricans*-Männchen bei arteigenen Weibchen ständig Kopulationsversuche unternahmen, die infolge der für *F. nigricans* ungeeigneten Versuchsbedingungen allerdings ohne Erfolg blieben.

Da, wie erwähnt, ein Flügelabwurf nicht allein durch Begattung induziert wird, sondern auch durch äussere Faktoren hervorgerufen werden konnte, war dieses Merkmal für eine quantitative Auswertung der Begattungsversuche nicht brauchbar, auch wenn sich der Begattungseffekt im beschleunigten Flügelabwurf deutlich bemerkbar machte. Eine Untersuchung des Receptaculum seminis auf übertragenes Sperma war uns leider nicht in allen Fällen möglich. Diese Untersuchungen bestätigten unsere Vermutung, dass ein Flügelabwurf auch ohne Begattung geschehen kann. Bei geflügelten Weibchen jedoch war das Receptaculum seminis stets leer.

Wie die Versuche zum Flügelabwurf, so können auch die Kreuzungsversuche zunächst nur richtungweisend für weitere Untersuchungen sein, die jedoch sehr interessante Folgerungen für die endgültige systematische Gliederung, die auf rein morphologischem Wege wahrscheinlich nicht erreichbar ist, zu geben versprechen. Darüber hinaus dürften die Versuche zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen von Bedeutung sein. Auffallend und allgemein interessant ist in unseren Versuchen besonders die Beobachtung, dass verschiedene Begattungsschranken bereits innerhalb einer Gattung bestehen können. Bei der Artentrennung in der Gattung *Formica* spielen demnach nicht nur die geographische Sonderung, sondern auch Duft- wie Verhaltensunterschiede eine Rolle.

In Zuchtversuchen im Laboratorium konnte die erfolgreiche Begattung bei oligogynen *F. rufa* mit Männchen eines anderen, jedoch gleichartigen Nestes durch die Aufzucht von Arbeiterinnen-Puppen bewiesen werden. In den meisten Versuchen trat allerdings vorzeitige Vermilbung ein, die uns zur Auflösung dieser veranlasste. Es fehlt uns leider ein geeigneter Laborzuchttraum für *Formica*.

Zusammenfassung.

Mit mehreren *Formica*-Arten wurden inner- und ausserartliche Begattungsversuche durchgeführt und dabei das Kopulationsverhalten näher studiert.

Der nach Begattung erfolgte Flügelabwurf der Weibchen war für eine quantitative Auswertung der Versuche nicht brauchbar, da er auch durch äussere Faktoren, wie Kohlendioxyd- und Stickstoffnarkose und Unterkühlung, hervorgerufen werden kann. Wahrscheinlich findet infolge Sauerstoffmangels eine Anreicherung von Gärungsprodukten im Körper statt, die den Flügelabwurf stimulieren.

Im Begattungsverhalten gegenüber *F. polyctena* Foerst. konnten deutlich Unterschiede zwischen der polygynen und oligogynen *F. rufa* L. festge-

stellt werden. *F. polyctena* paart sich leichter mit der polygynen als mit der oligogynen *F. rufa*.

Die Begattungsfreudigkeit nahm in unserer Versuchsanordnung von *F. lugubris* Zett. und *F. polyctena* über *F. rufa* zur *F. nigricans*-Gruppe stark ab.

Zwischen *F. lugubris* und *F. polyctena*, die morphologisch sicher zu trennen sind, besteht im Laboratoriumsversuch keine Begattungsschranke.

Die *F. nigricans*-Gruppe ist von den sog. Waldameisen deutlich durch ihr anderes Verhalten abzutrennen. Eine innerartliche Begattung konnten wir im Laboratorium nicht beobachten.

Zwischen *F. nigricans* Em. und *F. cordieri* Bond. konnten Verhaltensunterschiede festgestellt werden. Es scheint sich bei diesen beiden Formen um zwei getrennte Arten zu handeln.

Als Begattungsschranken kommen bei *Formica* neben der geographischen Sonderung auch Duft- und Verhaltensunterschiede in Frage, während morphologische Verschiedenheiten im Kopulationsapparat nicht bestehen. Es wird in den Versuchen nicht berücksichtigt, ob die Begattung fruchtbar oder unfruchtbar ist und wieweit hier Vermehrungsschranken vorhanden sind.

Es besteht eine direkte Relation zwischen der Begattungsfreudigkeit der Weibchen und dem Flügelabwurf.

Eine erfolgreiche Spermaübertragung wurde durch die Untersuchung des Receptaculum seminis bewiesen.

Angesetzte Zuchtversuche zur Gewinnung von Nachkommen gekreuzter Weibchen mussten leider infolge starker Vermilbung vorzeitig abgebrochen werden. Es konnte lediglich bei *F. rufa* eine innerartlich erfolgreiche Begattung nachgewiesen werden.

Summary.

Experiments were carried out on the copulation of a number of *Formica* species within a single and with different species so as to study more precisely the copulatory behaviour.

The shedding of the wings by the female after pairing was not useful for a quantitative estimation of the experiments, since it can also be brought about by external factors as CO₂ — and N₂ — narcosis as well as supercooling. It seems probable that oxygen deficiency causes the accumulation of the fermentation products in the body, thus stimulating the shedding of the wings.

Clear differences could be established in the behaviour of *F. polyctena* Foerst. against the polygenous and oligogenous *F. rufa* L. Pairing of *F. polyctena* is easier with the polygenous than with the oligogenous *F. rufa*.

The inclination of pairing in our experiments decreased greatly from *F. lugubris* Zett. and *F. polyctena* to *F. rufa* and the *F. nigricans* group.

In the laboratory experiments, there are no pairing barriers between *F. lugubris* and *F. polyctena* which can be morphologically separated with great certainty.

The *F. nigricans* group is easily separated through its different behaviour from the so called forest ants. Copulation within the species could not be observed in the laboratory.

Behaviouristic differences could be found between *F. nigricans* Em. and *F. cordieri* Bond. It seems that these two forms are two separate species.

Besides the geographic separation as barrier for mating in *Formica*, the scent and behavioural differences come also in question, when morphological variations in the copulatory apparatus do not exist. In our experiments, it was not taken into consideration whether the crossing is fertile or not and how far is the existence of reproductive barriers.

There is a direct relationship between the inclination of copulation and the shedding of the wings by the females.

A successful mating was proved through the examination of the receptaculum seminis.

Trails to obtain the offspring of the crossed females were unfortunately interrupted by a strong infestation of mites. It was only possible to prove a successful copulation within the species in *Formica rufa*.

LITERATUR

1949. BEADLE (L. C.), BEADLE (S. F.). — Carbon dioxide narcosis (*Nature*, **64**, 235).
 1960. BETREM (J. G.). — Über die Systematik der *Formica rufa*-Gruppe (*Tijdschr. Entomol.*, **103**, 51-81).
 1928. BODINE (J. H.). — Insect metabolism. The anaerobic metabolism of an insect (Orth.) (*Biol. Bull.*, **55**, 395-403).
 1912. BLUNCK (H.). — Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L. 1. Teil : Die Begattung (*Z. wiss. Zool.*, **102**, 169-248). — 1913. Dasselbe. 2. Teil : Die Eiablage (*Z. wiss. Zool.*, **104**, 157-179). — 1912. Kleine Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtslebens und der Metamorphose der Dytisciden (*Zool. Anz.*, **41**, 534—546 und 586—597).
 1938. CLAUSEN (R.). — Untersuchungen über den männlichen Kopulationsapparat der Ameisen, speziell Formicinae (*Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **17**, H. 6).
 1926. DAVIS (J. G.), SLATER (W. K.). — The aerobic and anaerobic Metabolism of the common cockroach (*Periplaneta orientalis*) (*Biochem. J.*, **20**, 1167-1172). — 1927. Dasselbe (*Biochem. J.*, **21**, 198-203). — 1928. Dasselbe (*Biochem. J.*, **22**, 331-337).
 1948. DELEURANCE (E. P.). — L'indépendance de l'état ovarien et de la fondation du nid chez les Polistes (Hym. Vesp.) (*C. r. Acad. Sci.*, **226**, 514-516). — 1948. Sur le cycle biologique de Polistes (Hym. Vesp.) (*C. r. Acad. Sci.*, **226**, 601-603). — 1948. Le comportement reproducteur est indépendant de la présence des ovaires chez Polistes (Hym. Vesp.) (*C. r. Acad. Sci.*, **227**, 866-867).
 1932. DREYER (W. A.). — The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on the respiratory exchange of *Formica ulkei* Em. (*Physiol. Zool.*, **5**, 301-331).
 1933. GÖSSWALD (K.). — Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen (*Z. wiss. Zool.*, **144**, 262-288). — 1938. Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von *Lasius umbratus* Nyl.

- (*Z. wiss. Zool.*, **151**, 101-148). — 1940. Die Massenaufzucht von Königinnen der Roten Waldameise im Laboratorium (*Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss.*, 283-291). — 1941. Rassenstudien der Roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage (*Z. angew. Entomol.*, **28**, 62-124). — 1942. Die Massenzucht von Königinnen der Kleinen Roten Waldameise im Walde (*Z. angew. Entomol.*, **29**, 659-683). — 1960. Untersuchungen zum Paarungs- und Adoptionsverhalten verschiedener *Formica*-Arten (*Verh. Int. Entomol. Ges. in Wien*).
1939. Gösswald (K.), Schmidt (G.). — Zur morphologischen und biochemischen Differenzierung der Waldameisen (*Hym. Form.*, Gen. *Formica*) und ihrer waldhygienischen Bedeutung (*Waldhygiene*, **3**, 37-46). — 1959. Papierchromatographische Untersuchungen zur Art- und Rassendifferenzierung (*Umschau*, **59**, 265-269). — 1960. Neue Wege zur Unterscheidung der Waldameisenformen (*Hymenoptera, Formicidae*) (*Entomophaga*, **5**, 13-31).
1961. Gösswald (K.), Schmidt (G. H.), Kloft (W.), Baggini (A.), Pavan (M.), Ronchetti (G.). — Ricerche morfologico-biometriche sulla differenziazione del gruppo *formica nigricans* e sulla sua diffusione in Italia (*Hym. Formicidae*) (Minist. Agric. Fov., Roma 1961, *Collana verde* **7**, 12-27).
1953. Hadorn (E.), Kühn (A.). — Chromatographische und fluorometrische Untersuchungen zur biochemischen Polyphänie von Augenfarbgenen bei *Ephesia kühniella* (*Z. Naturforschg.*, **8b**, 5(2)).
1955. Hadorn (E.). — Zugänge zum Studium der biochemischen und entwicklungsphysiologischen Mutationswirkungen (*Atti 9. Congr. internaz. Genet. Bellagio, Como*, 1953, 326-337).
1956. Hadorn (E.), Egelhaaf (A.). — Biochemische Polyphänie und Stoffverteilung im Körper verschiedener Augenfarbgenotypen von *Ephesia kühniella* (*Z. Naturforschg.*, **11b**, 21-25).
1926. Hadorn (E.), Schwink (J.). — Fehlen von Isoxanthopterin und Nicht-Autonomie in der Bildung der roten Augenpigmente bei einer Mutanten (Rosy) von *Drosophila melanogaster* (*Z. Vererbungsl.*, **87**, 528-553).
1930. Harnisch (O.). — Der Einfluss verringerten Sauerstoffpartialdrucks auf den Gaswechsel von Schnittstücken der Larve von *Chironomus thummi* (*Z. vergl. Physiol.*, **12**, 504-523).
1959. Hoenigsberg (H. F.), Santibanez (S. K.), Sironi (G. P.). — Interspecific sexual preferences in *Drosophila prosaltans* Duda and in *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky (*Experientia*, **15**, 223-224).
1956. Kühn (A.). — Versuche zur Entwicklung eines Modells der Genwirkungen (*Naturw.*, **43**, 25-28).
1955. Kühn (A.), Berg (B.). — Zur genetischen Analyse der Mutation Biochemica von *Ephesia kühniella* (*Z. Vererbungsl.*, **87**, 25-35). — 1956. Über die Komination von WA (weissäugig) und Biochemica bei *Ephesia kühniella* (*Z. Vererbungsl.*, **87**, 335-337).
1958. Lange (R.). — Über die Variabilität der Beborstung der Waldameisen, zugleich ein Beitrag zur Systematik der *Formica rufa*-Gruppe (*Zool. Jb. Syst.*, **86**, 217-226).
1899. Oudemans (J. Th.). — Falter aus katrierten Raupen (*Zool. Jb. Syst.*, **12**, 71-85).
1910. Regen (J.). — Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. (*Zool. Anz.*, **35**, 427-432).
1958. Santibanez (S. K.), Waddington (C. H.). — The origin of sexual isolation between different lines within a species (*Evolution, Lanc.*, **12**, 485-493).
1960. Schmidt (G.). — Die physiologische Bedeutung der Puppenkokons von Ameisen (*Form. Hym. Ins.*) (*Verh. Int. Entomol. Ges. in Wien*).
1960. Schug (A.). — Untersuchungen über die Grössenvariabilität des männlichen Copulationsapparates bei verschiedenen *Formica*-Arten (*Relationsarbeit, Inst. f. Angew. Zool., Würzburg*).
1928. Slater (W. K.). — Anaerobic life in animals (*Biol. Rev.*, **3**, 303-328).
1959. Talbot (M.). — Flight activities of two species of ants of the genus *Formica* (*Amer. Midland Natural.*, **61**, 124-132).

1931. WEBER (N.). — Lebensweise und Umweltbeziehungen von *Trialenrodes caporarium* (Westwood) (Homopt.) (Z. Morph. Oekol. Tiere, **23**, 575-753).
1955. YARROW (I. H. H.). — The British Ants allied to *Formica rufa* L. (Hym. Formicidae) (Trans. of Soc. Brit. Ent., **12**, 1-49).
1960. ZY TSCHOUNG-SIN (J.). — Untersuchungen über allometrisches Wachstum in der Gattung *Formica* L. (Hym. Form.). Eine biometrische Studie zur Kasten-Art- und Rassendifferenzierung (Diss. Würzburg).
-

L'ISOLEMENT CHEZ LE TERMITE A COU JAUNE (*CALOTERMES FLAVICOLLIS* FAB.) ET SES CONSÉQUENCES

par

Pierre-P. GRASSÉ et Charles NOIROT

(Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris,

et

Centre d'Études supérieures, Abidjan, Côte-d'Ivoire.)

Chez les Insectes, l'état social marque fortement tous les aspects de la physiologie et du comportement individuels, si bien que, devenu accidentellement ou expérimentalement solitaire, l'individu ne peut survivre qu'un temps plus ou moins long.

Les expériences de GRASSÉ et CHAUVIN (1944) ont montré de profondes différences entre les divers types de sociétés, et le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*) apparaissait déjà comme une espèce capable de survivre longtemps en groupes très restreints. Nous obtenions ensuite (GRASSÉ et NOIROT, 3) la survie prolongée de paires de *Calotermes*, avec possibilité de transformation en néoténiques de l'un ou des deux partenaires.

Nos recherches sur le polymorphisme de ce Termite primitif nous ont conduits à tenter l'élevage d'individus isolés ; élevage dont les résultats, parfois surprenants, sont rapportés ici.

1^o Matériel et méthodes.

Les élevages sont installés dans de petits tubes de verre de 3 cm de hauteur et 1 cm de diamètre bouchés au liège, remplis au tiers de leur hauteur de sable humide, dans lequel est légèrement enfoncé un morceau de bois (1). Ils sont conservés à l'obscurité, en étuve réglée à $25 \pm 1^{\circ}$ C.

Chaque Insecte est isolé dans un tube aussitôt après avoir été retiré de la colonie naturelle. En pratique, une souche termitée, récoltée dans la nature le matin, était amenée au laboratoire et débitée pour en extraire les Insectes, et les élevages étaient constitués au cours de l'après-midi.

Les élevages sont examinés tous les 4 jours, au moins durant les premiers mois, ensuite, seulement une fois par semaine. Dans ces conditions, on ne laisse échapper aucune mue, car l'Insecte vide son tube digestif au moins une semaine avant l'exuviation et reste encore 2 jours incomplètement pigmenté après ; la mue conduisant à un néoténique est plus rapide, mais se décèle sans équivoque.

L'expérience montre que les *Calotermes* solitaires muent sans difficulté ; quelquefois,

(1) De préférence, provenant de la pièce de bois où a été trouvée la colonie d'origine.

pourtant, ils n'arrivent pas à dégager leurs pattes et surtout leurs pièces buccales de l'exuvie, mais la mortalité la plus forte s'observe *avant* la mue, l'Insecte n'arrivant pas à surmonter la crise physiologique.

L'animal qui vient de muer a perdu ses Flagellés symbiotiques ; il est donc nécessaire de le recontaminer si l'on veut assurer sa survie. Nous procédons de la façon suivante : un *Calotermes*, provenant d'un élevage en bon état, est saisi entre des pinces très souples ; en général, la légère pression suffit pour faire sourdre à l'anus le contenu intestinal ; la première gouttelette est éliminée (excréments), puis l'extrémité anale du Terme donneur est présentée à l'Insecte qui a mué ; ce dernier boit avidement le liquide visqueux grouillant de Protistes, et se recontamine à coup sûr. Pour que l'opération réussisse, il est nécessaire d'attendre assez longtemps après la mue, car, immédiatement après celle-ci, le Terme, dont le tube digestif n'a pas achevé sa rénovation, refuse de s'alimenter. Au bout de 4 ou 5 jours, au contraire, il manifeste une grande faim et peut absorber une goutte de liquide proctodéal d'un volume supérieur à celui de sa propre tête. Ainsi le Terme isolé qui a mué est recontaminé sans avoir subi de contact prolongé avec un congénère ; l'opération dure environ une minute, et, pendant ce laps de temps, le solitaire ne touche directement que la goutte de liquide proctodéal.

Au total, 385 *Calotermes* ont été isolés et suivis individuellement, soit 199 nymphes à longs fourreaux alaires et 186 nymphes à courts fourreaux alaires. Les élevages ont été fondés à trois périodes différentes : septembre 1958, janvier 1959, avril 1959, à partir de Termites récoltés dans la région de Banyuls-sur-Mer.

2° Mortalité, temps de survie.

Nous avons obtenu dans ces conditions la survie prolongée des solitaires, puisque 21 individus ont vécu *plus d'un an* ; la survie la plus longue observée est de 525 jours.

Les animaux sont apparemment en bon état et s'alimentent normalement. La nutrition des solitaires est, sinon normale, du moins suffisante ; l'individu isolé est capable d'utiliser les métabolites produits par ses propres Flagellés symbiotiques. La trophallaxie, indispensable pour la transmission des symbiotes, n'est pas absolument nécessaire à la nutrition individuelle.

3° Fréquence des mues.

Les solitaires muent beaucoup moins souvent que les membres d'une colonie normale, mais la comparaison entre les deux catégories est d'une interprétation délicate, car, dans les sociétés naturelles, la fréquence des mues varie beaucoup au cours du cycle saisonnier et d'une colonie à une autre. La comparaison entre solitaires et groupés en élevage n'est pas plus simple, car la formation des sexués néoténiques parmi ceux-ci compliquent le problème.

Voici néanmoins quelques chiffres, concernant les mues observées pendant les soixante premiers jours :

A. Colonie 51-97, prélevée dans la nature le 16 janvier 1959.

1° Nymphes à longs fourreaux alaires, nombres de mues observées pendant 60 jours, comptés à partir du prélèvement.

— Solitaires : sur 36 individus isolés, 8 mues, dont 1 mue de néoténique.
 — Groupés (élevages comptant 100 ou 70 individus) : sur 240 insectes, 139 mues observées (1), dont 49 aboutissant à un néoténique.

2° Nymphes à courts fourreaux alaires.

— Solitaires : sur 25 individus, 7 mues, dont 2 de néoténiques.

— Groupés : sur 240 individus, 193 mues, dont 76 de néoténiques.

B. Colonie 59-32, du 25 avril 1959.

1° Nymphes à longs fourreaux alaires.

— Solitaires : sur 40 individus, 10 mues (aucun néoténique).

— Groupés : sur 210 individus, 101 mues, dont 11 de néoténiques.

2° Nymphes à courts fourreaux alaires.

— Solitaires : sur 40 individus, 18 mues, dont 2 néoténiques.

— Groupés : sur 210 individus, 179 mues, dont 22 néoténiques.

TABLEAU I. — NOMBRE DE MUES OBSERVÉES EN 60 JOURS CHEZ LES SOLITAIRES ET DANS DES ÉLEVAGES COMPTANT 50 OU 70 INDIVIDUS.

ORIGINE.	NATURE.	NOMBRE D'INDIVIDUS ET MODE D'ÉLEV.	% MUES TOTALES.	% MUES DE NÉOTÉNIQUE.	% MUES BANALES.
Colonie 59-17 du 16 janvier 1959.	Nymphes à longs fourreaux alaires.	36 isolés	22,2	2,8	19,4
		240 groupés	57,9	20,4	37,5
	Nymphes à courts fourreaux alaires.	25 isolés	28	8	20
		240 groupés	80,4	31,7	48,7
Colonie 59-32 du 25 avril 1959.	Nymphes à longs fourreaux alaires.	40 isolés	25	0	25
		210 groupés	48,2	5,2	43
	Nymphes à courts fourreaux alaires.	40 isolés	45	5	40
		210 groupés	85,3	10,5	74,8

4° Nature des mues observées.

Les mues que peut subir une nymphe de *Calotermes* sont de nature variée (GRASSÉ et NOÏROT, 1947).

— *Mue progressive*, mue imaginaire s'il s'agit d'une nymphe du dernier

(1) Ces résultats sont résumés dans le tableau I.

stade, mue conduisant à une nymphe à longs fourreaux alaires si l'on part d'une nymphe à courts fourreaux alaires.

— *Mue stationnaire*, où l'insecte n'est pratiquement pas modifié.

— *Mue régressive*, réduisant ou faisant disparaître les fourreaux alaires.

— *Transformation en sexué néoténique*.

— *Transformation en soldat blanc*.

Nous avons observé au total 215 mues, dont voici le détail, compte tenu du fait que 21 individus sont morts avant d'avoir mué.

— Mues régressives : 144, soit : 73 à longs fourreaux alaires, 71 à courts fourreaux alaires.

— Mues progressives : 20, soit : 13 mues imaginales, 6 mues faisant passer une nymphe à courts fourreaux alaires à l'état de nymphe du dernier stade, 1 mue analogue aux précédentes, mais aboutissant à une nymphe à fourreaux alaires un peu plus courts qu'au dernier stade.

— Mues stationnaires : une seule (nymphe à longs fourreaux alaires).

— Transformation en néoténiques : 29.

— Transformation en soldat blanc : 0.

L'absence de *soldats-blancs* ne peut pas être tenue pour significative, vu la rareté relative et l'irrégularité de l'apparition des soldats. Disons aussi que nos *Calotermes* ont été isolés en dehors des périodes de formation maximum des soldats, périodes qui, nous le verrons ailleurs, se placent avant et après la mue imaginale des sexués.

La prédominance des *mues régressives* s'accorde avec les faits déjà connus : LÜSCHER (1952) a noté que les mues régressives prédominent dans des élevages comptant moins de 100 individus, et nous avons maintes fois constaté la fréquence de telles mues dans les petits élevages (phénomène de *régulation sociale*, GRASSÉ et NOIROT, 1947). Mais la constatation d'un certain nombre de mues *progressives* chez les solitaires montre que le problème n'est pas simple.

Les mues aboutissant aux nymphes à longs fourreaux alaires (à partir de fourreaux alaires courts) se sont toutes produites dans un délai assez bref après l'isolement, délai variant de 11 à 38 jours ; nous supposons que le type de mue était déjà fixé lors de l'isolement.

Les mues *imaginales*, en revanche, se sont produites beaucoup plus tard : de 82 à 102 jours (moyenne 95 jours) pour les nymphes isolées en janvier, de 56 à 76 jours (moyenne 71 jours) pour celles isolées en avril.

Dans les élevages témoins, fondés en même temps à partir des mêmes colonies naturelles (élevages comptant 70 nymphes à longs fourreaux), les mues imaginales se sont étalées entre le 48^e et 113^e jour pour les animaux récoltés en janvier avec un maximum vers le 85^e jour, et entre le 50^e et le 68^e jour pour les animaux récoltés en avril. La comparaison de ces chiffres indique nettement que, pour une partie au moins des nymphes à longs fourreaux alaires, l'isolement n'a pas modifié le développement, le retardant tout au plus de façon minime. Quant au pourcentage des individus ayant ainsi poursuivi leur évolution normale, nos expériences sont trop peu nombreuses et les résultats trop variables pour qu'il soit utile d'en discuter.

5^o Formation des néoténiques.

Les *Calotermes* solitaires peuvent se transformer en sexués néoténiques, et c'est là un fait important, qui montre que la maturation sexuelle anticipée ne nécessite pas obligatoirement l'intervention des congénères, qu'elle est due avant tout à la levée d'une inhibition. Toutefois, la rareté relative du phénomène semble indiquer que la vie sociale le favorise. Ce point sera discuté plus loin.

La mue de néoténie survient, après l'isolement, au bout d'un délai très variable. D'autre part, elle peut être la première qui suit l'isolement, ou être précédée d'une mue banale ; dans ce dernier cas, seulement, on connaît avec précision l'intervalle séparant la mue de néoténie de la mue précédente.

Les détails concernant les 29 néoténiques obtenus sont résumés dans le tableau II.

On observe tout d'abord que la transformation se produit, le plus souvent, longtemps après l'isolement : alors que dans une société orpheline les néoténiques se différencient nombreux à partir d'une huitaine de jours. Dans 3 cas seulement, la différenciation des solitaires s'est opérée en moins d'un mois, et c'est au cours du 3^e mois que nous avons obtenu le plus grand nombre de transformations.

La sexualisation peut, d'ailleurs, survenir après un isolement très prolongé, dépassant 200 jours dans 6 cas, et atteignant 392 jours dans le cas extrême.

Dans 18 cas, la transformation a été directe, autrement dit la mue de néoténie a été la seule subie par l'animal isolé ; dans 10 autres cas, la mue de néoténie a été précédée d'une ou, plus rarement, de deux mues banales. Les sexualisations tardives ont toutes été précédées d'au moins une mue, mais le délai entre la mue ordinaire et la mue de néoténie est extrêmement variable, puisqu'il s'étend de 26 à 200 jours ! *Grosso modo*, ce délai est d'autant plus long que la mue ordinaire a été plus tardive, mais le coefficient de corrélation obtenu ($r = 0,60$) n'est pas significatif ; des expériences plus nombreuses sont nécessaires.

Une fois différenciés, les néoténiques peuvent survivre longtemps à l'état solitaire, à condition d'avoir été recontaminés selon le procédé décrit plus haut. La durée de survie est indiquée dans le tableau II ; on notera qu'elle dépasse parfois une année !

Il y a plus : les néoténiques femelles peuvent pondre bien que vivant solitaires. La ponte a été observée dans 2 cas (marqués d'un * dans le tableau II).

La ponte a commencé respectivement 25 et 22 jours après la mue ayant produit la sexualisation. A cause de l'oophagie si répandue chez les Termites, il n'est pas possible de connaître le nombre exact d'œufs pondus ; un maximum de 5 fut observé dans un cas, de 3 dans l'autre, mais il est probable que la ponte a été plus importante. Les œufs étaient normaux, puisqu'on a observé 2 éclosions (une pour chacune des deux femelles),

TABLEAU II. — FORMATION DES NÉOTÉNIQUES.

COLONIE D'ORIGINE ET DATE D'ISOLEMENT.	NATURE.	DÉLAI DEPUIS L'ISOLEMENT.	DÉLAI DEPUIS LA MUE PRÉCÉDENTE.	SEXE.	SURVIE, A L'ÉTAT DE NÉOTÉNIQUE.
58-1 du 3 septembre 1959.	Longs fourreaux alaires.	90 jours 127 — 283 — 392 —	158 jours 173 —	♀ ♀ ♂ ?	Fixé après la mue. Fixé après la mue. 242 jours Mort en muant.
	Courts fourreaux alaires	7 jours 7 —		♂ ♀	Fixé après la mue. Fixé après la mue.
58-6 du 11 septembre	Courts fourreaux alaires.	10 jours		♂	
59-17 du 16 janvier 1959.	Longs fourreaux alaires.	47 jours 73 — 70 — 70 — ?	35 jours	♀* ♂ ♀* ? ♀	288 jours Fixé au bout de 72 j. 175 jours 28 — ?
	Courts fourreaux alaires.	40 jours 40 — 96 —		♀ ♀ ♂	Fixé au bout de 24 j. Fixé au bout de 24 j. 56 jours
59-18 du 18 janvier 1959.	Longs fourreaux alaires.	104 jours 220 — 241 —	118 jours 170 —	♂ ♀ ♀ ♀	Fixé au bout de 46 j. 170 jours au moins. Vivant au bout de 232 jours.
59-31 du 24 avril 1959.	Longs fourreaux alaires.	87 jours		♀	210 jours
	Courts fourreaux alaires.	85 jours		♀	79 jours
59-32 du 25 avril 1959.	Longs fourreaux alaires.	93 jours 252 — 258 —	159 jours 200 —	? ? ♀	Mort en muant. 84 jours 86 —
	Courts fourreaux alaires.	39 jours 90 — 75 — 77 — 65 — 110 —	36 jours 38 — 26 —	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀	Vivant au bout de 368 jours 60 — 45 — 45 — 98 — 82 —

(*) Néoténiques femelles ayant pondu.

respectivement 67 et 89 jours après le début de la ponte ; les jeunes larves parthénogénétiques ne vécurent que quelques jours, mais leur naissance est d'autant plus significative que le développement des œufs non fécondés n'arrive à son terme, chez *Calotermes flavicollis*, que dans une faible proportion, comme nous l'ont montré les élevages unisexués (GRASSÉ et NOIROT, 1960).

Discussion.

L'élevage des *Calotermes* maintenus solitaires a fourni des résultats souvent inattendus, et dont il faudra tenir compte pour l'interprétation du polymorphisme.

Les animaux isolés sont capables de poursuivre leur développement, de subir des mues, mues dont il faut discuter la *fréquence* et la *nature*.

La fréquence des mues est beaucoup plus faible chez les solitaires que chez les groupés. Certes, l'animal isolé, privé des échanges trophallactiques, se trouve dans un état nutritif plus ou moins déficient, mais de cet état seul ne dépendent pas les différences constatées, vu la survie prolongée des solitaires, vu la possibilité pour ceux-ci de poursuivre l'ovogenèse jusqu'à son terme. On peut donc soupçonner l'intervention d'un *effet de groupe* qui, dans la société, accélérerait les mues.

Nous savons d'autre part (GRASSÉ et NOIROT, 1947) que l'état de la société intervient sans cesse dans le développement individuel des Termites et peut modifier la nature des mues. Aussi convient-il d'examiner de près le cas des solitaires soustraits depuis plus ou moins longtemps à des influences sociales.

La fréquence des mues régressives (68 p. 100 des mues observées) n'est pas surprenante, car elles prédominent déjà dans des élevages comptant un petit nombre d'individus (GRASSÉ et NOIROT, 1947, LÜSCHER, 1952) ; ces constatations, jointes au fait que les nymphes et imagos ailés n'apparaissent, dans les jeunes colonies, qu'après un long délai, lorsque la société est déjà relativement populeuse, confirment l'importance des effets de groupe et indiquent que le développement imaginal requiert la présence de congénères en nombre suffisant.

Il semble donc que le groupement stimule le développement individuel, d'une part en accélérant les mues, d'autre part en favorisant la différenciation. Faut-il rapprocher ces observations des conclusions de LÜSCHER (1956), qui pense avoir mis en évidence, dans la tête des sexués néoténiques, un facteur chimique stimulant le développement ? Les expériences de LÜSCHER mériteraient d'être reprises sur une plus grande échelle et il faudrait être sûr que la stimulation supposée est bien le fait des sexués fonctionnels.

Les mues progressives, bien que peu fréquentes, appellent un examen attentif : les rares mues ayant fait passer une nymphe de l'avant-dernier au dernier stade se sont produites, nous l'avons vu, peu de temps après

l'isolement, et les animaux n'ont fait qu'achever une évolution sans doute irréversiblement amorcée (ces résultats cadrent avec ceux de LÜSCHER, 1952), mais les mues *imaginales* ont nécessité un délai beaucoup plus long ; la comparaison avec les élevages témoins, issus des mêmes colonies naturelles, montre que les solitaires et leurs congénères élevés en groupe ont subi une évolution presque synchrone. Il convient ici de faire ressortir les particularités des nymphes à longs fourreaux alaires. Dans la nature, ces individus, apparus nombreux à la fin de l'été et à l'automne, restent pour la plupart à ce stade jusqu'à la mue imaginale, qui survient au milieu de l'été suivant ; un petit nombre seulement subit une mue régressive ou se transforme en soldats (NOIROT, 1960, GRASSÉ, NOIROT et VERRON, 1961). Ces nymphes participent relativement peu à l'activité sociale : elles manifestent une attraction moins vive à l'égard de leurs congénères de tous les stades, leurs échanges trophallactiques sont moins fréquents (ALIBERT, 1960). Dans des colonies orphelines, elles se transforment beaucoup moins facilement en sexués néoténiques, surtout si elles proviennent d'une colonie venant d'hiverner (NOIROT et VERRON, 1961). Les nymphes à longs fourreaux alaires sont donc moins sensibles aux influences sociales, et leur développement est moins strictement dépendant de leurs congénères. Encore faudrait-il tenir compte du facteur saisonnier ; à l'automne, ces nymphes paraissent beaucoup plus « plastiques » et subissent plus aisément une mue de néoténique ou une mue régressive.

Ces faits mettent une fois de plus en lumière la complexité du déterminisme des castes. Les effets de groupe, qu'ils jouent un rôle inhibiteur ou stimulant, n'agissent pas de la même façon sur tous les individus ; les différences de réactivité tiennent au stade de développement atteint, à la situation à l'intérieur du stade (proximité de la mue précédente), aux influences antérieures subies par l'insecte. Les facteurs externes, température surtout, jouent aussi un rôle important et sont sans doute responsables du cycle saisonnier qui sera étudié dans un autre travail. Il reste à préciser comment les diverses glandes endocrines, influencées par les stimuli transmis par le système nerveux, interviennent dans les divers phénomènes décrits.

Résumé.

Des nymphes (dernier et avant-dernier stades) de *Calotermes flavicollis* ont pu être maintenues en élevages solitaires pendant plus d'un an. Les solitaires muent rarement et subissent surtout des mues régressives. La survie des individus solitaires venant de muer ne s'obtient qu'en leur fournissant de l'aliment proctodéal contenant les indispensables Flagellés symbiotiques. Dans quelques cas, les nymphes du dernier stade ont subi la mue imaginale dans des délais normaux. La transformation en sexué néoténique est possible et les femelles peuvent même pondre des œufs viables.

L'élevage de *Calotermes* solitaires met en valeur l'effet de groupe sur le

développement individuel, en fonction du stade atteint par le sujet considéré. Il est vraisemblable que d'autres facteurs (cycle saisonnier, par ex.) interviennent dans le destin individuel.

AUTEURS CITÉS.

1960. ALIBERT (J.). — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, vol. **250**, p. 4205-4207.
1946. GRASSÉ (P.-P.) et CHAUVIN (R.). — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes. *Revue scientifique*, 82^e année, p. 461-464.
1946. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fab.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, vol. **223**, p. 869-871. — 1947. Le polymorphisme social du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fab.). Les faux-ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. *Ibid.*, vol. **224**, p. 219-221. — 1960. *Insectes sociaux*, sous presse.
1952. LÜSCHER (M.). — *Biol. Zentralbl.*, vol. **71**, p. 529-543. — 1956. *Revue Suisse Zool.*, vol. **63**, p. 261-267.
1960. NOIROT (Ch.). — Verhandl. II^e Intern. Entomolo. Kongress. Vienne, sous presse.
1961. NOIROT (Ch.) et VERRON (H.). — *Mémoire sous presse*.
1960. VERRON (H.). — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, vol. **250**, p. 2931-2932.

SUR LES CONSÉQUENCES DE DIVERSES PERTURBATIONS APPORTÉES AU COUVAIN DANS LA RUCHE : LA DÉSOPERCULATION — LES TRANSPOSITIONS

par

G. NAULLEAU

(*Station de Recherches Apicoles, Bures-sur-Yvette.*)

A. La désoperculation.

J'ai repris l'étude de la désoperculation (NAULLEAU, 1960) des cellules operculées pour essayer de préciser les facteurs qui interviennent dans la réoperculation.

DÉSOPERCULATION DE CELLULES CONTENANT DES LARVES OU DES NYMPHES. — La désoperculation a été faite dans la ruche normale, dans le nucléus orphelin et dans la ruche expérimentale Chauvin (1).

TABLEAU I.

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES	NOMBRE DE CELLULES DÉSOPERCULÉES.	CONTENU DES CELLULES.		NOMBRE DE CELLULES RÉOPERCULÉES LE LENDEMAIN.
		Larves.	Nymphes.	
RUCHE NORMALE.	50	15	35	41
	50	25	25	43
	43	7	36	36
	50	5	45	41
	50	4	46	46
	40	0	40	37
	50	13	37	49
NUCLEUS ORPHELIN.	48	3	45	48
RUCHE EXPÉRIMENTALE CHAUVIN.	25		25 âgées yeux noirs.	5
	25		25 yeux roses.	2
	4		4 j. blanches.	1

(1) La ruche expérimentale Chauvin est formée d'un grand cadre équivalant à six cadres de ruche Dadant. Ce cadre est enfermé dans une première enceinte en polythène, avec des petites ouvertures circulaires qui permettent d'accéder au rayon et aux Abeilles. Le tout est enfermé dans une seconde enceinte vitrée maintenue à 30-35°, les Abeilles peuvent sortir à l'extérieur. Cette ruche a un très gros avantage, c'est de pouvoir expérimenter sur le cadre à couvain en perturbant au minimum la vie sociale de la colonie.

LÉGENDE DES FIGURES



Couvain operculé le jour de l'expérience.



Couvain désoperculé le lendemain de l'expérience, sans qu'il ait été perturbé la veille.



Nymphe en partie désoperculée, non réoperculée le lendemain.



Nymphe en partie désoperculée, réoperculée le lendemain.



Larve en partie désoperculée, réoperculée le lendemain.



Cellule en partie désoperculée, vidée de son contenu, non réoperculée le lendemain.



Larve désoperculée, entièrement réoperculée le lendemain.



Nymphe désoperculée, entièrement réoperculée le lendemain.



Nymphe entièrement désoperculée, non réoperculée le lendemain.



Larve entièrement désoperculée, non réoperculée le lendemain.



Larve désoperculée, morte non réoperculée.



Larve non perturbée.



Larve non perturbée, disparue le lendemain de l'expérience.



Cellule vide.



Œufs présents le jour de l'expérience.



Œufs présents le lendemain de l'expérience.



Larves de mâles transposées dans des cellules d'ouvrières.



Couvain operculé le lendemain de l'expérience.



Larves d'ouvrières non perturbées.

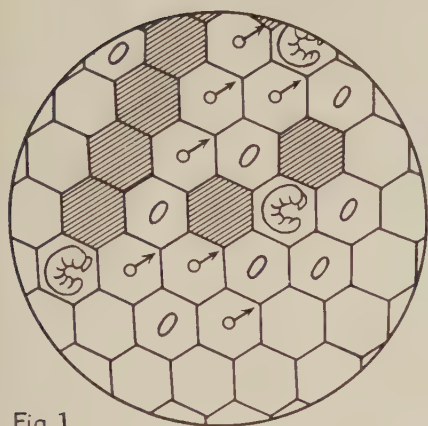


Fig. 1

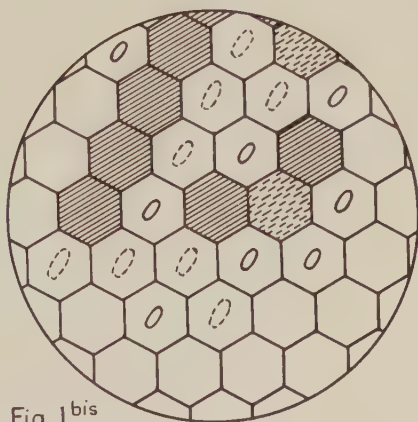


Fig. 1 bis

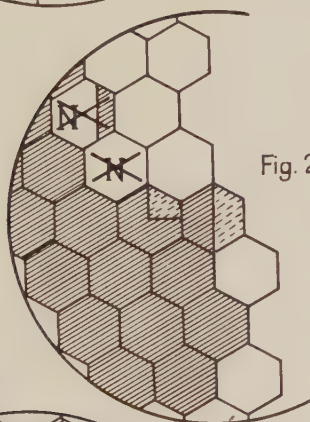


Fig. 2



Fig. 3

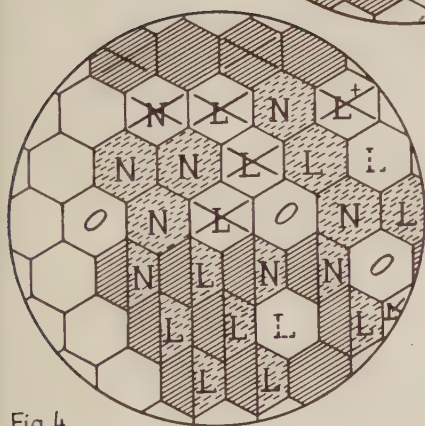


Fig. 4

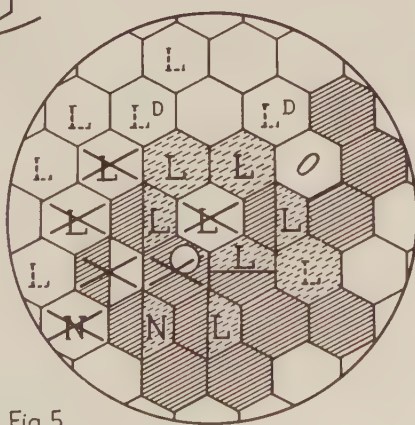


Fig. 5

Dans le tableau ci-dessus, la désoperculation a toujours porté sur l'opercule entier et sur des cellules d'ouvrières.

a. *Dans la ruche normale*, nous remarquons que le pourcentage des cellules réoperculées est très grand et sensiblement constant. Et, dans tous les cas, des larves sont réoperculées, alors, que l'an dernier, elles ne l'étaient jamais (la désoperculation ayant porté sur un nombre de cellules inférieur à 10). Comme dans le cas des transpositions, le pourcentage de réparation des cellules perturbées croît avec leur nombre. Pour des lots inférieurs à 10, les larves ne sont jamais réoperculées, alors que, pour des lots de 50, certaines le sont. Les nymphes seraient d'abord réoperculées, puis les larves les dernières (à partir d'un nombre minimum de cellules plus élevé que dans le cas des nymphes).

b. *Dans le nucléus orphelin*. Nous pouvons remarquer (comme l'an dernier pour des lots inférieurs à 10) que les larves sont toujours réoperculées. Le pourcentage, très élevé, de réoperculation ainsi que la réoperculation totale des larves nous montrent que les ouvrières orphelines sont moins sensibles à la désoperculation (NAULLEAU, 1960) (tant que le couvain, lui-même, n'est pas lésé) que les ouvrières de la ruche normale. Dans le nucléus orphelin, la colonie toujours assez réduite et l'absence de la reine sont deux facteurs qui peuvent intervenir, mais nous ne pouvons le préciser davantage maintenant.

c. *Sur la ruche expérimentale*, nous remarquons que l'âge des nymphes désoperculées n'intervient pas dans la réoperculation. Le pourcentage faible, par rapport au précédent, doit être dû essentiellement à la saison ; en effet, ces expériences ont été faites un mois après les précédentes.

Les dimensions du trou pratiqué dans l'opercule interviennent dans la réoperculation. Des orifices de 1 mm de diamètre au centre des opercules, dans tous les cas, ont été rebouchés. Il semble exister une certaine dimension limite de la grandeur de l'orifice pratiqué dans l'opercule au-delà de laquelle les réoperculations ne sont jamais totales. Cette limite est comprise entre la désoperculation totale et un trou de 1 mm ; j'ai essayé de la préciser en pratiquant des orifices de taille variable dans les opercules.

1° Le 25 août, 13 h. 30, 4 nymphes avec orifice plus ou moins grand dans l'opercule (fig. 2).

Le 25 août, 14 h. 30, les nymphes, dont l'orifice était supérieur à la moitié de l'opercule (ici 2), sont commencées à être mangées par les ouvrières et ne sont pas réoperculées ; les autres, dont l'orifice était inférieur ou égal à la moitié de l'opercule (ici, 2), sont réoperculées.

2° Quatre nymphes, avec orifice inférieur à la moitié de l'opercule (fig. 3), sont toutes réoperculées.

3° Larves et nymphes totalement et à moitié désoperculées (fig. 4 et 5). Toutes les cellules à moitié désoperculées (qu'elles contiennent des larves ou des nymphes) sont toutes réoperculées, tandis que certaines cellules désoperculées entièrement ne le sont pas.

J'ai aussi essayé de voir si des cellules vidées de leur contenu (larves ou nymphes), avec un orifice plus ou moins grand dans l'opercule, étaient

réoperculées (fig. 5). Mais dans ce cas l'opercule est toujours entièrement détruit par les ouvrières. Elles se rendent donc compte que la cellule est vide, à moins que l'extraction de la larve à travers un orifice assez étroit ne laisse, sur ses bords, des substances caractéristiques qui déterminent la destruction.

Un fait intéressant est à noter dans une des expériences effectuées (fig. 4). En effet, deux cellules ont été spontanément désoperculées avant mon intervention et vidées de leur contenu par les ouvrières. Ceci, à première vue, semble assez difficile à expliquer. On pourrait invoquer la disette qui commençait alors, mais cette ruche était très abondamment nourrie. Il est plus probable qu'à l'intérieur la larve ou la nymphe était morte ; les Abeilles en s'en apercevant désoperculeraient les cellules et les nettoieraient. Dans les conditions normales, en effet, certaines cellules de couvain operculé contiennent des larves ou nymphes mortes, mort qui ne semble pas due à une maladie, et l'hypothèse d'une mort naturelle n'est pas exclue.

D'après ces expériences nous pouvons dégager différents facteurs liés à la réoperculation :

— Tout d'abord, la nature du contenu des cellules (larves ou nymphes, jeunes ou âgées) ne semble pas intervenir dans la réoperculation.

— La désoperculation ne doit pas dépasser une grandeur limite qui correspond à la moitié de l'opercule. Lorsque la désoperculation est inférieure ou égale à cette limite, les cellules sont toujours réoperculées à 100 %, tandis qu'au-dessus la réoperculation ne porte pas sur toutes les cellules.

— Toute cellule vidée de son contenu, ou contenant un cadavre, quelle que soit la grandeur de l'orifice effectué dans l'opercule, n'est jamais réoperculée. Et, même si l'opercule est intacte (dans le cas du cadavre), les ouvrières détruisent l'opercule pour nettoyer la cellule. Ainsi, les ouvrières seraient sensibles au contenu vivant ou mort d'une cellule operculée.

J'ai pu faire une autre observation intéressante sur cette ruche, au cours des transpositions et désoperculations, au sujet des larves ou nymphes non acceptées. Jusqu'à présent, je n'en avais vu aucune trace dans la ruche normale ni à l'extérieur de celle-ci. Ici, j'ai remarqué que les nymphes et les larves étaient mangées par les ouvrières et ceci peu de temps après l'expérience.

B. Les transpositions.

J'ai continué la transposition des larves, en effectuant les expériences dans différentes conditions expérimentales, pour essayer de préciser les facteurs qui interviennent dans l'acceptation des larves transposées.

1^o LARVES DE MALES DANS DES CELLULES ROYALES. — J'ai repris ces expériences faites l'an dernier, trop tard dans la saison et où je n'avais

pas réussi à obtenir de cellules operculées. La technique est la même que celle employée pour la production de gelée royale ou l'élevage des reines.

On remarque qu'en ce qui concerne la ruche le pourcentage est plus

TABLEAU II.

		NOMBRE DE LARVES TRANSPOSÉES.	NOMBRE DE LARVES ACCEPTÉES
RUCHE PARTIE ORPHELINE.	Larves de mâles.	64 46	0 0
	Larves d'ouvrières.	33 60	9 20
NUCLEUS ORPHELIN.	Larves de mâles.	40 60	6 (2 operculées) 8 (operculées)

élevé dans les deux dernières expériences et l'on peut penser que cette différence d'acceptation est due à la caste des larves greffées.

Dans le nucléus orphelin, le pourcentage d'acceptation, tout en étant plus élevé, est toujours inférieur au taux d'acceptation des cellules royales où l'on a introduit des larves d'ouvrières. Là aussi, les ouvrières reconnaîtraient la caste des larves greffées, mais leur sensibilité se trouverait affaiblie par le fait, sans doute, que ces Abeilles orphelines sont très disposées à élever une reine. Mais les individus n'étant pas éclos, j'ai ouvert les cellules : et vu qu'ils étaient morts à l'état de larve à peu près au même stade, et aucune larve n'avait atteint le stade de nymphose. Sans doute, la nourriture ne convient pas à la larve de mâle à partir d'un certain stade, ce qui entraînerait sa mort. En effet, ces larves ne sont pas mortes de faim puisque, dans le fond de la cellule, se trouvait une quantité appréciable de gelée royale.

Plus tard dans la saison, j'ai continué ces expériences pour voir si l'acceptation resterait au même taux. J'ai remarqué qu'à mesure que l'on avançait dans la saison le pourcentage d'acceptation diminuait, ce qui explique l'échec de mes expériences effectuées l'an dernier en fin de saison. *Ainsi, à mesure que la saison passe, les Abeilles semblent devenir plus sensibles à la différence de caste des larves greffées dans les ébauches de cellules royales.* D'ailleurs, même dans le cas des cellules royales greffées normalement avec des larves d'ouvrières, le pourcentage d'acceptation diminue avec l'avancement de la saison.

2° LARVES DE MALES DANS DES CELLULES DE MALES ET D'OUVRIÈRES. — Le pourcentage d'acceptation est plus grand dans le nucléus orphelin que dans la ruche normale.

Dans la ruche expérimentale, en faisant une transposition (fig. 1 et

1 bis), ainsi que des désoperculations (fig. 5), j'ai pu remarquer que des larves d'ouvrières, auxquelles l'expérimentateur n'a pas touché, ont disparu, elles aussi. Il s'agit, peut-être, d'un transfert naturel des larves par les ouvrières comme celui que j'ai mis en évidence l'an dernier. Mais, parmi les larves transposées, certaines ne sont pas acceptées et disparaissent, et il se peut que quelques-unes d'entre elles soient naturellement transférées dans d'autres cellules, ce qui expliquerait la disparition de larves transposées trois ou quatre jours seulement après la transposition. Nous ne pouvons être sûrs que des larves transposées ne sont pas acceptées, que lorsqu'elles sont abandonnées et meurent dans le fond des cellules, ou bien lorsque la transposition est effectuée là où il n'y a pas d'autre couvain, et qu'on ne trouve ailleurs aucune trace des larves transposées.

Pour essayer de voir *si le transfert s'effectuait plus facilement de la périphérie d'un cadre vers le centre*, j'ai vidé 100 cellules au centre d'une plaque de couvain sur nucléus orphelin, mais je n'ai jamais pu observer de transfert ; les cellules vidées sont simplement nettoyées et quelques-unes servent à emmagasiner du nectar et du pollen.

Les mêmes expériences faites sur une ruche normale ont conduit aux mêmes résultats.

3° LARVES D'OUVRIÈRES TRANSPOSÉES DANS DES CELLULES D'OUVRIÈRES.

TABLEAU III.

		NOMBRE DE LARVES TRANSPOSÉES.	NOMBRE DE LARVES ACCEPTÉES.
RUCHE.	Dans la partie orpheline.	100 100	22 (11 operculées) 25 (18 operculées)
	Partie avec la reine.	100	90
RUCHE EXPÉRIMENTALE CHAUVIN.		24 27 27 7	2 (1 operc. en reine) 19 (6 operculées) 20 6
CAGETTES A L'ÉTUVE.		Lots de 7	0

Dans la partie orpheline de la ruche, j'ai transposé 100 larves de la périphérie au centre sur un même côté de cadre, et 100 autres larves d'un autre cadre à la périphérie du cadre précédent.

Nous voyons qu'ici l'acceptation est indépendante de l'emplacement sur le cadre où sont effectuées les transpositions.

L'acceptation très élevée en présence de la reine s'explique par le fait que les larves ont été déplacées dans le fond de leur cellule, et cela confirme

les observations antérieures, à savoir que les larves de n'importe quelle caste, seulement déplacée, et non transposée, dans leur cellule initiale, sont mieux acceptées que lorsqu'elles sont transposées, même dans des cellules de leur caste.

Dans la ruche expérimentale Chauvin, le pourcentage très élevé d'acceptation est sans doute dû à la perturbation minimum que subissent les ouvrières dans cette ruche.

En cagettes, les larves ont été transposées, avec et sans mélange (G. R. + Eau), dans le fond de la cellule en présence de 100 jeunes ouvrières. Pour voir si la non-acceptation était due uniquement à la transposition, j'ai découpé des morceaux de rayon d'un cadre de ruche contenant des larves d'ouvrières de différentes tailles que j'ai mis en cagette. Dans tous les cas, les larves ont été abandonnées. Par conséquent, la non-acceptation n'est pas essentiellement due à la transposition mais à un autre facteur qui, jusqu'ici, nous échappe, d'autant plus que les transpositions de lots de 7 larves dans les mêmes conditions (en cagettes, à l'étuve 30-35°, avec 100 jeunes abeilles) ont été réussies dans la majorité des expériences (VUILLAUME et NAULLEAU, 1960).

4° LARVES D'OUVRIÈRES TRANSPOSÉES DANS DES CELLULES DE MALES. — Ces expériences ont été faites en cagettes avec 100 ouvrières de tout âge ou 100 jeunes ouvrières naissantes. Dans tous les cas, l'acceptation est encore nulle, mais le sort des larves est différent. Dans le premier cas, les larves sont abandonnées et meurent dans le fond de la cellule, tandis que, dans le second, les larves ont disparu et ont dû servir de nourriture à ces jeunes Abeilles. Je n'ai pas pu l'observer en cagette par contre, j'ai très bien remarqué, sur la ruche expérimentale Chauvin, que les larves ou nymphes désoperculées non acceptées sont mangées par les ouvrières et, d'après ces expériences en cagettes, on peut penser que ce sont les jeunes Abeilles qui seules se nourrissent du couvain perturbé et non accepté.

5° LARVES ROYALES TRANSPOSÉES DANS DES CELLULES D'OUVRIÈRES. — Dans tous les cas, l'acceptation a été nulle, sauf dans la ruche expérimentale Chauvin, sans doute à cause de la moindre perturbation qu'y subissent les ouvrières. J'ai remarqué qu'après les transpositions et désoperculations les premières ouvrières arrivant sur les cellules de couvain perturbé semblaient s'apercevoir de la perturbation et s'animaient d'un mouvement vibratoire vite communiqué à l'ensemble des ouvrières. Ainsi, les premières ouvrières, sans doute des nourrices, qui venaient sur le couvain perturbé, plongeaient leur tête dans les cellules, puis ressortaient aussitôt en faisant vibrer leurs ailes et en se dandinant ; bref, elles effectuaient une sorte de « danse », vite communiquée à toutes les autres ouvrières qui s'approchaient d'elles. Ainsi, en quelques secondes, à partir du point où avait eu lieu la perturbation, la « danse » rayonnait et gagnait, peu à peu, une grande quantité d'ouvrières. Au bout de quelques minutes, tout rentrait dans l'ordre. Signalons que la simple ouverture et fermeture des

petites fenêtres ne perturbe absolument pas la vie sociale de cette ruche. Ceci nous montre que toute intervention sur le couvain, la plus discrète soit-elle, perturbe les ouvrières et, par là même, la vie sociale. Ainsi, toute perturbation du couvain se traduit aussitôt par une perturbation des ouvrières, peut-être est-ce le facteur de l'acceptation du couvain ? Il est probable qu'en évitant cette perturbation sociale (ce qui paraît assez difficile) on puisse augmenter très sensiblement l'acceptation du couvain perturbé et peut-être obtenir des réactions différentes.

Pour voir jusqu'à quel point les ouvrières d'une ruche étaient sensibles aux perturbations infligées au couvain, j'ai échangé des morceaux de rayon et des rayons d'une ruche dans une autre.

6° ÉCHANGE DE MORCEAUX DE RAYONS D'UNE RUCHE DANS UNE AUTRE.

— J'ai échangé deux morceaux de rayon de 10 cm × 10 cm contenant différentes sortes de larves d'ouvrières (petites, moyennes, grosses et operculées). Le lendemain, les petites larves d'un côté d'un des deux morceaux sont disparues alors que le reste est intact.

Une autre expérience a donné des résultats différents : en effet, le contenu des deux morceaux est resté intact.

7° ÉCHANGE DE CADRES D'UNE RUCHE DANS UNE AUTRE. —

J'ai interverti deux cadres, avec du couvain et des réserves, dans deux ruches. Notons tout de suite que les rayons ont été mis à la même place dans les deux ruches. Dans ce cas, le couvain est soigné aussitôt par les ouvrières et la reine se met à pondre dans les quelques cellules restées vides. Par conséquent, les ouvrières ne reconnaissent pas ce changement. Ainsi donc les transpositions de larves ou de nymphes après extraction des cellules amènent bien souvent les abandons, alors qu'*in situ*, dans un rayon, elles sont beaucoup plus régulièrement acceptées.

Là encore, le nombre joue peut-être ; ainsi, en transposant un cadre entier, le nombre de larves est très élevé, et il y a une acceptation totale, alors qu'en transposant un morceau de rayon les larves sont beaucoup moins nombreuses, et parfois ce morceau est vidé en partie de ses larves.

Conclusion et résumé.

J'ai vu, à nouveau, que les ouvrières du nucléus orphelin sont moins sensibles aux perturbations effectuées sur le couvain.

L'acceptation ne peut être considérée comme définitive qu'après trois ou quatre jours, ce qui est difficilement conciliable avec l'idée d'une réaction nerveuse anormale que subirait une larve perturbée, réaction qui serait perçue par les ouvrières ; en effet, s'il en était ainsi, les larves seraient ou bien acceptées dès le lendemain ou bien non acceptées, mais on ne peut pas dire qu'une larve non acceptée au bout de trois jours, par exemple, ne l'est pas par suite d'une réaction nerveuse anormale qui lui aurait communiqué la transposition effectuée trois jours auparavant. La non-

acceptation des larves perturbées au bout de trois jours, par exemple, est assez difficile à expliquer. Peut-être, le transfert naturel d'une cellule dans l'autre, et par les ouvrières elles-mêmes, joue-t-il un rôle plus grand qu'on ne pourrait l'imaginer. Ceci expliquerait la disparition d'œufs transposés due à l'absence de réactions nerveuses de la part de ceux-ci.

— Le pourcentage d'acceptation semble augmenté si les expériences sont effectuées de façon à perturber au minimum les ouvrières. Mais notons que, toujours, la perturbation du couvain conduit à une perturbation des ouvrières et un désordre social momentané.

— Les larves et nymphes perturbées non acceptées par des ouvrières assez âgées sont abandonnées par celles-ci, alors que ces mêmes larves, ainsi que les nymphes d'ailleurs, servent de nourriture à de très jeunes Abeilles.

— L'acceptation des larves transposées est indépendante de l'emplacement de la transposition sur le cadre dans la ruche.

— Les larves seulement perturbées dans leur cellule initiale mais non transposées sont toujours mieux acceptées qu'après transposition.

— Le pourcentage d'acceptation du couvain perturbé décroît à mesure que l'on avance dans la saison.

— Les larves de mâles transposées dans des cellules royales sont toutes mortes dans les cellules après l'operculation, mais avant la nymphose. Ceci est vraisemblablement dû au fait que la nourriture des mâles et des reines est très différente, à tel point que la nourriture de reine deviendrait toxique pour une larve de mâles à partir d'un certain stade larvaire, ce qui entraînerait la mort ; il en serait de même pour une larve royale dans une cellule de mâle.

— Certaines larves désoperculées sont réoperculées dans la ruche normale lorsque la désoperculation porte sur une cinquantaine de cellules. Alors que pour des lots de 10 les larves ne sont jamais réoperculées et, là encore, il y a le rôle du nombre.

— La réoperculation est indépendante du contenu des cellules désoperculées (larves ou nymphes, jeunes ou âgées) lorsque leur nombre est assez grand.

— La limite de désoperculation, au-dessous de laquelle tout le couvain est réoperculé, tandis qu'au-dessus la réoperculation n'est jamais totale, correspond à la moitié de l'opercule. La position et la forme de cet orifice dans l'opercule paraissent, d'ailleurs, sans importance.

— Une cellule vide n'est jamais réoperculée, même si l'orifice est inférieur à la limite de désoperculation.

— Les ouvrières semblent sensibles à la mort de l'habitant d'une cellule operculée, ce qui entraîne, de la part des ouvrières, une désoperculation et un nettoyage de cette cellule.

Summary.

In a colony larvae or nymphs acceptance cannot be considered as definitive before three or four days. Even the slightest manipulation

in brood area causes always a very deep workers perturbation. Unaccepted larvae or nymphs are eaten by young workers. Acceptation percentage of transposed larvae is independent from transposition area on the comb, but decreases when the bee season is going on. Male larvae fed with royal jelly live only to a certain age. In a normal colony larvae, uncapped larvae are not operculated again but, if the number of uncapped larvae is bigger, a 100 percent operculation can be obtained. If the number of uncapped cells is sufficiently, cell reparation is independent of the caste and age of the young inside. When only the half of the cover is removed (or less) the repair by the workers is complete, but they never repair an empty cell or a cell with a dead larvae or nymph inside.

Resumido.

La aceptacion de larvas o ninfas no se puede considerar como definitiva que después de tres o cuatro dias. La perturbacion del nido de las Abejas desaregla siempre a las Abejas. Las larvas o ninfas non aceptadas sirven de alimentacion a las jovenes Abejas. El tanteo de aceptacion de las larvas trasponidas es independante del lugar de la trasposicion sobre el cuadro en la colmena pero baja cuando la estacion de las Abejas se adelanta. Las larvas machos alimentadas con alimentacion real no viven a partir de algun estadio de larva. En la colmena normal, larvas sin operculo en lotes de dies no son de nuevo operculadas, mientras que lotes con un nombre superior, la operculacion de nuevo esta total. Por un nombre de celdillas operculadas de nuevo bastante grande, la reoperculacion esta independante de su contenido (larvas o ninfas). La limite de desoperculacion a bajo de que todo el nido de Abejas esta reoperculado, coresponde a la mitad del operculo. Una celdilla vacia o donde el habitante esta muerto esta jamas reoperculada.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

- NAULLEAU (G.). — Les transpositions de larves de différentes castes d'*Apis mellifica* dans les cellules d'autres castes. Étude des types intermédiaires entre reine et ouvrières (*Ann. Abeille*, I, 65-83, 1960).
- VUILLAUME (M.) et NAULLEAU (G.). — Construction de cellules rondes et de cellules irrégulières chez *Apis mellifica* (*Ann. Abeille*, I, 45-63, 1960).

ADOPTIONS EXPÉRIMENTALES DE LARVES ENTRE DES
FOURMIS DE GENRES DIFFÉRENTS : (III) *ANERGATES*
ATRATULUS SCHENCK ET *SOLENOPSIS* FUGAX
LATREILLE. — (IV) *LEPTOTHORAX* NYLANDERI
FOERSTER ET *TETRAMORIUM* CAESPITUM L.

par
Luc PLATEAUX

(Laboratoire d'Évolution, 105, bd Raspail, Paris.)

Les deux tentatives d'élevage mixte que nous décrivons ici ont en commun les caractères suivants se rapportant aux Fourmis adopteuses : les ouvrières de *Solenopsis* et de *Tetramorium* ne pondaient pas et ne jouissaient pas d'une grande longévité. Par conséquent, il ne se constituait jamais de couvain autochtone susceptible de faire concurrence au couvain étranger. Mais, d'autre part, les ouvrières nourrices décroissaient en nombre, arrivant à disparaître avant que l'élevage ne fût mené à bien.

Nous avons employé l'appareil d'élevage décrit dans une note précédente (2).

III. — Adoption d'*Anergates* par *Solenopsis*.

Les *Solenopsis*, toutes ouvrières, provenaient d'une même colonie récoltée aux Eyzies (Dordogne) le 6 octobre 1958 et n'avaient donc pas hiverné depuis le début de l'année. Les larves d'*Anergates* étaient toutes prélevées dans une même colonie de *Tetramorium-Anergates* récoltée aux Eyzies le 3 octobre 1958. Elles avaient atteint leur dernier stade.

Nous avons constitué 8 groupes d'ouvrières de *Solenopsis*. Chacun de ces groupes reçut 5 larves d'*Anergates* (27 octobre 1958).

1^{re} série : 4 groupes furent mis au froid (3 à 9° C) le 27 octobre pour une durée de deux mois ; lorsqu'ils furent remis au chaud (22° C), deux nids ne contenaient plus de larve d'*Anergates*, les deux autres renfermaient 5 larves en bon état, mais c'étaient les *Solenopsis* qui avaient péri.

2^e série : 4 groupes furent mis à 22° C le 27 octobre (jour zéro). Chez les 3 groupes les plus nombreux (20 à 100 ouvrières), les larves d'*Anergates* restèrent à l'abandon dans le nid et furent toutes détruites en deux semaines. Chez le groupe S49, le moins nombreux (9 ouvrières), les 5 larves d'*Anergates* étaient en bon état le 14^e jour (il ne restait alors que 6 ouvrières). Ce jour-là, 16 ouvrières de *Solenopsis*, prises dans les 3 groupes précédents, furent introduites en S49 ; les larves d'*Anergates* périrent et, le 27^e jour, il n'en restait que 3, toutes maigres. Le 34^e jour, l'une de ces larves avait grossi, étant de nouveau bien gonflée ; les deux autres larves disparurent ensuite. Celle qui

restait était encore soignée, et en bon état, le 48^e jour. Puis elle déclina à son tour. L'expérience prit fin le 54^e jour, les *Solenopsis* périlissant.

Il est possible, bien que malaisé, de faire nourrir la larve d'*Anergates* par des ouvrières de *Solenopsis*. Le temps est assez long qui s'écoule avant l'adoption de la larve. On pourrait obtenir de meilleurs résultats en employant de très jeunes ouvrières, voire des nymphes de *Solenopsis*, que l'on mélangerait à des larves d'*Anergates*.

Une autre expérience, faite plus tard, montre qu'une nymphe d'*Anergates* peut être tolérée par des *Solenopsis*. Le 19 janvier 1959 (jour zéro), nous avons introduit dans un groupe de 80 ouvrières de *Solenopsis* (élevant alors 4 larves de *Leptothorax* ; groupe S6 d'une note précédente) une femelle fraîchement éclos, une nymphe femelle blanche et une larve d'*Anergates*. La femelle fut violemment attaquée et aussitôt piquée ; elle mourut. Une *Solenopsis* sembla piquer la nymphe, mais celle-ci continua normalement à se transformer et vint à éclore le 8^e jour ; la jeune femelle ainsi formée était morte le lendemain. Quant à la larve d'*Anergates*, elle fut détruite en quelques jours.

Rappelons que FOREL (1) a fait adopter de nombreux cocons ou nymphes de Fourmis d'une espèce par les ouvrières d'une autre espèce.

IV. — Adoption de *Leptothorax* par *Tetramorium*.

Après deux essais négatifs, nous avons employé un groupe de 140 ouvrières de *Tetramorium* provenant d'une colonie récoltée aux Eyzies en avril 1959. En juin 1959, ces *Tetramorium* n'avaient plus de couvain. Elles reçurent alors 90 larves et 7 nymphes de *Leptothorax* prises dans une même colonie ; puis l'ensemble passa trois mois à la température de 8° C. Le jour zéro, le nid contenant les Fourmis et les larves étrangères fut placé dans une étuve à 22° C. Cette température fut élevée à 26° C le 25^e jour.

A la fin du séjour à 8° C, il restait dans le nid une centaine d'ouvrières de *Tetramorium* et 59 larves de *Leptothorax*. Quelques jours après, les larves étaient regroupées en un tas assez proche de l'abreuvoir. Le 12^e jour, certaines larves avaient grossi et étaient très gonflées.

Du 1^{er} au 51^e jour, le nombre des ouvrières de *Tetramorium* décrut de 100 à 32, tandis que celui des larves de *Leptothorax* passait de 59 à 39. Ces larves étaient apparemment bien adoptées, mais elles souffraient de l'affaiblissement de leurs nourrices.

Le nombre des *Tetramorium* ne cessa de diminuer jusqu'au 93^e jour. Il restait alors 5 ouvrières. Par contre, le nombre des larves variait peu et nous enlevâmes 27 de ces larves (51^e et 67^e jour) afin de réduire leur excédent par rapport aux nourrices.

La première prénymphe était formée le 28^e jour, puis elle disparut ; la seconde se forma vers le 30^e jour et disparut également ; la troisième devint prénymphe vers le 41^e jour, mais elle n'acheva pas sa mue nymphale et mourut. Une quatrième prénymphe apparut le 79^e jour, pour disparaître à son tour. Ce ne fut que la cinquième prénymphe (86^e jour) qui devint ensuite nymphe ouvrière puis éclôt le 105^e jour.

L'ouvrière de *Leptothorax* ainsi formée resta toujours peu pigmentée ; elle vécut avec les *Tetramorium* (au nombre de 5), prenant part à l'élevage des larves ses sœurs, sans être malmenée. Une sixième prénymphe se forma (112^e jour), puis disparut.

Le 128^e jour, il restait dans le nid d'expérience 5 ouvrières de *Tetramorium*, 4 larves et 1 ouvrière de *Leptothorax*. Le nid fut placé à 8° C pendant 42 jours. Le 170^e jour, il fut remis à 26° C et contenait 2 ouvrières vivantes de *Tetramorium*, les 4 larves et l'ouvrière de *Leptothorax*. Trois jours après, il ne restait qu'un *Tetramorium* et 2 vieilles larves de *Leptothorax* en compagnie de l'ouvrière de *Leptothorax*. Cette dernière pondit un œuf le 185^e jour et mourut peu après (elle avait vécu 80 jours, dont 42 au froid). L'œuf ne put donc recevoir de soins que de l'ouvrière de *Tetramorium* ; il se développa et donna naissance à une jeune larve de *Leptothorax* (201^e jour), qui mourut peu de temps après (205^e jour). Pendant ce temps, l'une des deux vieilles larves de *Leptothorax* formait une septième prénymphe (189^e jour) qui devint nymphe ouvrière (193^e jour), puis adulte (208^e jour), tandis que l'autre larve maigrissait, puis disparaissait (201^e jour).

La nouvelle ouvrière de *Leptothorax* resta toujours peu pigmentée comme la première. Lors de son éclosion, elle était seule avec l'ouvrière de *Tetramorium*, sans larve ni œuf. Les choses restèrent ainsi jusqu'au 241^e jour, où les deux Fourmis furent mises à 8° C pour 27 jours. A la sortie de ce bref hivernage (268^e jour), le nid fut remis en étuve à 26° C. Il ne restait en vie que l'ouvrière de *Leptothorax*, sa compagne ayant succombé.

Désormais l'élevage se ramenait à l'étude d'une ouvrière isolée de *Leptothorax*. Celle-ci pondit à partir du 291^e jour. Deux larves éclorement de ses œufs (306^e et 320^e jour) et grossirent peu à peu, la plus grande atteignant le dernier stade. Au 341^e jour intervint un nouvel hivernage à 8° C qui dura 68 jours. Remis à 26° C le 409^e jour, le nid contenait toujours une ouvrière et deux larves. Deux jours après, la plus jeune larve avait disparu, tandis que l'autre était soignée et passait en trois semaines de l'état de maigreur à celui de réplétion. Nous n'avons pas vu de nouveaux œufs dans le nid, mais il se peut que l'ouvrière ait pondu et détruit ses œufs aussitôt. Le 480^e jour, l'ouvrière était morte ; elle avait vécu au moins 265 jours dont 95 en deux hivernages (et 25 en association avec une ouvrière de *Tetramorium*).

Cette ouvrière de *Leptothorax*, élevée par des *Tetramorium*, s'est ainsi montrée viable et féconde comme d'autres ouvrières de son espèce.

Il est donc possible de faire élever des larves de *Leptothorax* par des ouvrières de *Tetramorium* et d'obtenir ainsi des adultes (90 larves donnèrent 7 prénymphe, dont 2 devinrent nymphes ouvrières puis ouvrières). Le principal obstacle est la fragilité des nourrices, à vie trop brève. Ici encore, on pourrait améliorer les conditions d'élevage en mélangeant les larves de *Leptothorax* à des nymphes ouvrières de *Tetramorium*.

Résumé.

Nous avons essayé de faire élever des larves d'*Anergates atratulus* par des ouvrières de *Solenopsis fugax* (III) et des larves de *Leptothorax nylanderi* par des ouvrières de *Tetramorium caespitum* (IV).

III. Certaines des ouvrières de *Solenopsis* ont nourri une larve d'*Anergates* qui a grossi ; les autres détruisirent toutes les larves d'*Anergates* qui leur furent confiées. D'autre part, une nymphe femelle d'*Anergates* introduite dans un nid de *Solenopsis* est parvenue au stade adulte.

IV. 90 larves de *Leptothorax* ont été confiées à des ouvrières de *Tetramorium*. 2 de ces larves ont atteint le stade adulte. Les 2 ouvrières de *Leptothorax* ainsi formées ont pondu des œufs, dont l'un se développa grâce aux soins d'une ouvrière de *Tetramorium*.

Summary.

Larvae of *Anergates atratulus* were experimentally given to workers of *Solenopsis fugax* (III) and larvae of *Leptothorax nylanderi* to workers of *Tetramorium caespitum* (IV).

III. Some of the workers of *Solenopsis* fed a larva of *Anergates* which grew bigger; the others killed all the larvae of *Anergates* that had been given to them. Moreover, a female pupa of *Anergates* put into a nest of *Solenopsis*, became an adult.

IV. 90 larvae of *Leptothorax* were given to workers of *Tetramorium*. 2 of these larvae became imagos. The 2 workers of *Leptothorax* thus formed laid eggs, one of which was cared by a worker of *Tetramorium* and developed.

AUTEURS CITÉS.

1. FOREL (A.). — 1920. *Les Fourmis de la Suisse*, Genève, Kündig, édit.
 2. PLATEAUX (L.). — 1960. Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents : *Leptothorax nylanderi* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Ins. Soc.*, VII, n° 2, 163-170.
-

UTILISATION D'UN NID
DE *HALICTUS MARGINATUS*
PAR UNE FONDATRICE
DE *HALICTUS MALACHURUS*

par

Cécile PLATEAUX-QUENU

[Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris, et Station biologique des Eyzies
(Dordogne).]

Dans un champ en friche du département du Lot, de nombreux Insectes, en particulier des Apides, ont établi leurs terriers à proximité les uns des autres. Le genre *Halictus* y est représenté par un grand nombre d'espèces, les plus communes étant *Halictus malachurus* K. et *Halictus marginatus* Brullé, dont les fondatrices sont sensiblement de même taille.

Halictus malachurus et *Halictus marginatus* fondent leurs nids au printemps. Les fondatrices *malachurus* apparaissent les premières, mais, la période de fondation des nids étant assez longue, les fondatrices des deux espèces volent simultanément.

Chez l'une et l'autre espèce, on observe une tendance des femelles, qui sont sur le point de fonder leurs nids, à utiliser d'anciennes galeries ou même des nids déjà creusés. Il n'est pas rare de voir une fondatrice s'introduire dans un nid récemment terminé. Si la propriétaire est présente, elle chasse aussitôt l'intruse. Si elle est absente, elle trouve, en rentrant, son nid occupé et, suivant les cas, expulse l'intruse ou se fait expulser par elle. Des combats surviennent parfois. Un nid creusé par une femelle peut donc se trouver utilisé par une seconde femelle qui remplace la première. Ce phénomène est fréquent entre individus de même espèce. Nous l'avons observé chez *Halictus marginatus* (2), société toujours monogyme. En ce qui concerne *Halictus malachurus*, BONELLI (1) parle de la *tendenza usuratrici* des fondatrices qui cherchent à pénétrer dans des nids où, parfois, la récolte du pollen est en cours. Cet auteur rapproche ce fait d'une observation de STÖCKHERT (3) : les fondatrices *malachurus* luttent entre elles, au printemps, pour conserver la propriété exclusive du nid dans lequel elles ont hiverné ; il arrive cependant que deux, ou plus rarement trois femelles cohabitent dans le même nid : ce sont toujours des sœurs qui vivent dans des rapports plus ou moins tendus ; une telle communauté printanière se dissocie, le plus souvent, quand apparaissent les femelles *longulus*.

Le nid fondé par une femelle *malachurus* (fig. 1 a) est assez différent

de celui de *Halictus marginatus*. Les cellules sont accolées les unes aux autres, formant un bloc cohérent que l'on peut prélever à la main sans le détruire : leur paroi, maçonnée; les isole de la masse de terre au sein de laquelle elles sont édifiées. Ces cellules sont situées à une profondeur d'environ 9 cm. Dans l'espèce *marginatus*, au contraire, les cellules, creusées profondément dans le sol, représentent autant de simples cavités, distinctes les unes des autres (fig. 1 b). Le 9 mai 1958, un tel nid de *Halictus marginatus*, venant de se fermer, fut examiné. Il contenait trois cellules, la cellule supérieure étant située à une profondeur de 37 cm. Fait anormal, les pains d'Abeille, amassés dans les cellules, portaient chacun une jeune larve. Or la ponte ne commence, chez *Halictus marginatus*, qu'environ un mois après la fermeture des nids (2) : les pains d'Abeille sont donc toujours dépourvus d'œufs au début de mai. De plus, deux des pains d'Abeille étaient d'un jaune sale, de taille assez grande et de forme aplatie ; le troisième était de taille nettement inférieure, de couleur jaune orangé vif et de forme arrondie. Au fond du conduit se tenait une fondatrice de *Halictus malachurus*. Ses ailes étaient intactes, ses ovaires bien développés; saspermathèque contenait du sperme.



FIG. 1. — a, schéma d'un nid de *Halictus malachurus* déterré au mois de mai (une seule cellule est représentée en coupe; noter la présence d'une larve sur le pain d'Abeille); b, schéma d'un nid de *Halictus marginatus* déterré au mois de mai (les trois cellules sont représentées en coupe; noter l'absence de couvain dans ce nid).

Ces deux nids, situés, dans la nature, au voisinage immédiat l'un de l'autre, étaient soumis à des conditions écologiques identiques.

Cette fondatrice *malachurus* avait donc utilisé un nid de *Halictus marginatus*, déjà partiellement approvisionné en pollen. Les deux pains d'Abeille de couleur terne et de grande taille provenaient de la femelle *marginatus* : ils étaient principalement constitués de pollen de *Ranunculus* sp. Le troisième pain d'Abeille était l'œuvre de la femelle *malachurus* : il contenait une forte proportion de pollen de *Taraxacum dens leonis* ; de plus, sa petite taille indiquait clairement sa provenance : la première ponte d'une fondatrice *malachurus* engendre des fe-

melles *longulus* (3), beaucoup plus petites que leur mère et ne disposant, au cours du développement larvaire, que d'une faible quantité de nourriture. L'intégrité des ailes de la fondatrice *malachurus* montrait qu'elle n'avait point creusé de nid.

Ce phénomène d'utilisation du nid d'une espèce par un individu d'une autre espèce relève de cette même tendance usurpatrice qui sévit normalement, au printemps, entre individus de même espèce. Il fait ressortir les différences qui affectent la biologie des deux espèces sociales envisagées :

a. Chez *Halictus malachurus*, la ponte suit de près la confection du pain d'Abeille tandis que chez *Halictus marginatus* le pain d'Abeille reçoit l'œuf un mois environ après sa confection. Rappelons que, chez *Halictus malachurus*, plusieurs productions de femelles se succèdent dans une même année (1).

b. Chez *Halictus malachurus*, le polymorphisme qui sépare reine et ouvrières se traduit déjà par la faible quantité de nourriture mise à la disposition des larves. Dans l'espèce *marginatus*, reine et ouvrières sont morphologiquement identiques (2).

c. Vivant dans des conditions écologiques identiques, certaines espèces de *Halictus* diffèrent par la sélection des pollens récoltés.

d. Chez *Halictus malachurus*, la fondatrice est capable d'utiliser un nid différent du sien et de déposer ses œufs sur des pains d'Abeille préparés par une femelle d'une autre espèce : elle joue vis-à-vis de cette dernière le rôle de *parasite*.

Notons enfin que les conséquences biologiques d'un tel phénomène peuvent ne pas être négligeables : les femelles *longulus*, nourries avec des rations destinées aux *marginatus*, doivent atteindre une taille anormalement grande ; leur développement, s'effectuant dans des cellules situées à grande profondeur, doit être ralenti. Il serait intéressant de pouvoir suivre la destinée et le comportement de telles femelles.

Résumé.

Une fondatrice de *Halictus malachurus* a utilisé un nid creusé et partiellement approvisionné en pollen par une fondatrice de *Halictus marginatus*, jouant, vis-à-vis de cette dernière, le rôle de *parasite*. Les nids des deux espèces diffèrent, cependant, par leur forme.

Ce phénomène relève d'une tendance usurpatrice qui sévit normalement entre fondatrices de même espèce.

Summary.

A female of *Halictus malachurus* used a nest already digged and partly provided with pollen by a female of *Halictus marginatus*, taking the part

of a *parasite* towards this species. Yet the nests of the two species are differently shaped.

The phenomenon belongs to an usurping tendency which usually arises among females of the same species.

AUTEURS CITÉS.

1. BONELLI (B.). — 1948. Osservazioni biologiche sull' *Halictus malachurus* K. (*Boll. Ist. ent. univ. Bologna*, **17**, 22-42).
 2. PLATEAUX-QUÉNU (C.). — 1959. Un nouveau type de société d'Insectes : *Halictus marginatus* Brullé (Hym., Apoidea) (*Ann. Biol.*, **35**, fasc. 9-10-11-12, 325-345).
 3. STÖCKHERT (E.). — 1923. Ueber Entwicklung und Lebensweise des Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. (*Konowia Vienna*, **2**, 48-64, 145-165, 216-247).
-

THE LOCATION OF THE NESTS OF CARPENTER ANTS (*CAMPONOTUS* SPP., HYMENOPTERA-FORMICIDAE) BY MEANS OF A RADIOACTIVE ISOTOPE

by

D. F. RIORDAN

(Entomology Research Institute for Biological Control, Research Branch, Canada Department of Agriculture, Belleville, Ontario.)

Carpenter ants (*Camponotus* spp.) can cause much damage to wooden structures. Initial penetration is usually made through a damp or decayed spot and subsequent tunnelling through sound wood may be extensive. Almost invariably the damage remains hidden until it has reached an advanced stage. The usual control action is to put DDT powder in likely forage areas in the hope that the ants will carry it to the colony. Pest control operators admit this to be a hit-or-miss method and repeated treatments are necessary. The site of the nest is not revealed and therefore structural damage remains undiscovered.

This paper describes a method for locating nests of *Camponotus* spp. by using a radioactive tracer. The method would also be useful in making ecological studies on these insects, such as delineation of foraging areas.

Methods and Results.

The isotope used was I^{131} . Its advantages for this problem are: it emits gamma-radiation that will penetrate wood and other solid materials; and its half-life of eight days reduces radiation hazard.

Wilson and Eisner (1957) studied the transmission of liquid food in several species of ants by means of I^{131} administered in a honey solution. They observed that the queen and larvae received very little of the honey solution but considered it possible that proteinaceous foods might be distributed differently. For the present experiment it was decided that the most suitable method of achieving the desired effect (i.e. the deposition of a sufficiently large amount of isotope in the nest as quickly as possible) would be by means of prey which the ants would drag back to the nest. This method would also have the advantage that the prey would have little attraction for other insects or animals. Overwintered larvae of the sawfly *Neodiprion lecontei* (Fitch), which a preliminary laboratory experiment had determined were acceptable to the ants, were selected as the prey. Storage at a low temperature had made the larvae sluggish and they were further immobilized by a short immersion in water

at 140° F. As the body tissues of these larvae had shrunk through dehydration, a relatively large amount of fluid could be injected into them. The I^{131} solution was used at 300 uc/ml and 16 ul were injected into each larva. Therefore each larva carried 4.8 uc of I^{131} .

The instrument used for detection was a portable scintillation counter* which tests had determined could detect 3 uc I^{131} through 5 1/2 inches of wood. Prior to the recent development of these instruments, which are very sensitive to gamma-radiation, this work would not have been practical as the amount of radio-isotope required for detection by other means would have constituted a considerable radiation hazard.

Two locations were discovered that were infested with *Camponotus* spp.: the first (A) was an inhabited, wooden-framed, insul-brick-covered house; the second (B) was an old, temporarily uninhabited all-wood house. Untreated larvae were placed at various points in each of these premises. The points from which all or most disappeared in the ensuing 24 hours were chosen for placing the radioactive larvae.

At (A) six radioactive larvae were offered. All disappeared within 24 hours and the scintillation counter indicated a single concentration of radioactivity in the outside wall of the house. Removal of the interior sheathing and insulation revealed a large number of ants (these were collected with a small vacuum cleaner). The counter indicated that the main part of the nest, probably containing larvae to which the major part of the prey had been fed, was located between the under-sheeting and the insul-brick. Boring a hole at this point confirmed this.

At (B) five radioactive larvae were offered at each of five points. Subsequent survey with the scintillation counter indicated one large and two smaller colonies. This was confirmed by boring holes. The large colony had seriously weakened one of the main floor joists: it was easily detected through the floor.

Summary.

A method is described for locating the nests of carpenter ants by use of a radioactive isotope and suitable detector. The method eliminates much of the tedious and often unsuccessful searching normally required. Location of the nest facilitates the application of effective control measures and reveals possible structural damage. The method would also be useful in making certain ecological studies.

Zusammenfassung.

Es wird eine Isotopen-Methode beschrieben, die das Auffinden der Nester von *Camponotus*-Arten (Rossameisen) ermöglicht. Die Methode besei-

(*) *Transcint*, Nuclear Enterprises Ltd., Winnipeg, Canada.

tigt Nachteile, wie z. B. langes und oft erfolgloses Suchen, die bisher in Kauf genommen werden mussten. Die Kenntnis der Nestlage erleichtert nicht nur die Kontrolle dieser holzerstörenden Arten, sondern deckt auch das Ausmass der Holzschäden auf. Ausserdem ist die Methode für ökologische Studien brauchbar.

Résumé.

On décrit une méthode de détection des nids de *Camponotus* grâce à l'utilisation judicieuse d'isotopes radioactifs. Cette méthode simplifie et rend plus fructueuses les recherches des nids. D'autre part, la localisation précise des nids permet de faciliter la lutte contre les Fourmis et de déceler les dégâts qu'elles causent. Cette méthode peut, d'autre part, se révéler utile pour certaines recherches écologiques.

RÉFÉRENCES.

1957. WILSON (E. O.), EISNER (T.). — Quantitative studies of liquid food transmission in ants *Insectes Sociaux*, **4**, 157-166.
-

FUNCTIONS OF *APICOTERMES* NESTS

by

Robert S. SCHMIDT

(Otolaryngology Section, University of Chicago.)

The members of the subterranean genus of African termites, *Apicotermes*, build elaborate species-specific nests. The purpose of this paper is to correlate and interpret more fully evidence on the probable adaptive functions of three parts of these nests (wall perforations, shagreen network, envelope of sand or space surrounding the nest) and to suggest new functions for two of these structures. Living termites of this genus have apparently been studied only once (Grassé and Noirot 1954) and there is no direct experimental evidence concerning their physiological ecology. Therefore, conclusions concerning nest functions must at present remain hypothetical.

Descriptions and photographs of *Apicotermes* nests may be found in the publications of Desneux (1953, 1956), Grassé and Noirot (1954), and Schmidt (1955 *a*, 1955 *b*, 1958). Emerson (1953, 1956 *a*, 1956 *b*) describes the termites themselves. These papers include discussions of the phylogeny of the genus. Grassé and Noirot (1954) also discuss the nests of some closely related genera.

For the purpose of this paper, a brief description of the pertinent features of the nests will suffice. The nests are more or less egg-shaped and oriented in the soil with the long axis vertical. Nests vary from 4 to 42 cm. in height and are found 10 to 60 cm. below the surface of the ground. Internally the nest is divided by thin (0.5-1.5 mm.) horizontal lamellae into a number of distinct stories (6-10 mm. in height). Communication between the stories is affected by openings and ramps.

Most nests have some type of perforations penetrating the walls. Exceptions are *A. tragardi* (the most primitive known species) and *A. occultus* (pores apparently regressed). These perforations are generally evenly spaced and arranged in horizontal rows that correspond to the internal stories. In *A. rimulifex* these structures are not quite so neatly arranged. In many species, the perforation system has been extended outward by the addition of circular galleries running horizontally within the wall opposite each story. In this case, we may speak of internal openings (between gallery and nest interior) and external openings (between gallery and nest exterior). In *A. lamani* each perforation is extend-

ed downward and outward by a funnel passing through the nest wall. Perforations may take the form of circular pores or horizontal slits, depending upon species and location in the nest. In *A. arquieri* the internal perforations are in the form of a continuous slit at each story, rather than rows of discrete openings.

In all known nests, except *A. tragardhi*, the exterior of the nest has cemented to its surface a coating (almost 0.5 cm. thick in some species) of sand grains. This has been called the "shagreen network" by Desneux.

In all cases where the relation of the nest to the soil has been noted, the nest has been found to be surrounded by either an envelope of loose sand or by a space.

Functions of perforations.

It has generally been assumed that the adaptive value of perforations is the facilitation of gas diffusion between the interior and exterior of the nest (Desneux 1953, Emerson 1956 c, and Schmidt 1955 a). The underground location of colonies in areas of high rainfall would be expected to present problems of gas exchange with the environment. At present it is impossible to conceive of any other function of the perforation systems. The wall pores are too small to be used as passages by the termites. The specific gases providing the selection pressure for perforation evolution have not been identified. Emerson (1956 c) reviews some of the evidence on nest atmosphere in other groups of termites. As one goes from the primitive nests of related genera (Grassé and Noirot 1954) to the more highly evolved nests of *Apicotermes*, there is an increased efficiency of space utilization (Schmidt 1958). The probable related increase in nest population size would have increased gas diffusion problems.

CLIMATIC EVIDENCE.

Apicotermes seems to be largely restricted to and probably originated in rainforest (Desneux 1953, Emerson 1953, Schmidt 1958). The known range of the genus is almost entirely within the central rainforest and immediately adjacent savannas ((Fig. 1 A, B). It is probable that these savannas were largely rainforest (or at least wetter) during much of the evolutionary history of the genus (Schmidt 1958). The significance of the rainforest is probably not so much the type of vegetation as the fact that this vegetation indicates a certain amount of rainfall, soil saturation, and difficulty in gas diffusion. It is interesting that the range of the genus is entirely included within the area receiving at least 40 inches mean annual rainfall (Fig. 1 A). It does not seem improbable that future collections will also be limited to the area defined by these two factors (i.e. rainforest-savanna and 40 in. annual rainfall).

From the standpoint of perforation evolution, it would seem that some measure of the length of prolonged periods of heavy rainfall might be more pertinent than total annual rainfall. Rainfall evenly distributed over the entire year would not present as severe gas exchange problems as the precipitation of larger portions of this rain during shorter periods. Therefore, the number of months exceeding a mean precipitation of 5.4, 6.4, 7.5, 7.8, 9.6, and 10 inches for numerous African weather stations was mapped. The data for 6.4 inches seemed most instructive and this is shown in Figure 1 C. It will be noted that the range of known species building nests with perforations or vestiges of perforation systems is entirely within the area receiving at least 6.4 inches mean monthly rainfall for at least 3 months per year. Even the area receiving this amount of rain for 5 or more months corresponds very closely to the range of these species. One is thus tempted to believe that one of the conditions leading to the evolution and maintenance of perforations has been soil saturation (and diffusion interference) of the extent and duration resulting from 6.4 inches, or more, of rain for at least 3 months per year.

PHYSICAL CHEMICAL EVIDENCE.

Another line of evidence suggesting that pores are mainly involved in gas diffusion is provided by the work of Brown and Escombe (1900) on the effect of size and arrangement of small pores on the rate of diffusion across a membrane. It can be assumed that the size of wall perforations in *Apicotermes* nests is determined by factors other than diffusion. Measurements from radiographs of nest walls (Schmidt 1955 *a*) show that the perforations with circular cross-section (e.g. external pores in nests with galleries, internal pores in *A. porifex*, and narrow part of the funnels in *A. lamani*) are approximately 1 mm. in diameter and that the internal slits are a little less than 1 mm. in width (i.e. height). The range of these measurements is about 0.5-1.2 millimeters. It is improbable that the material (fecal mortar), tools (mandibles), or control mechanisms (termite nervous systems) used would permit the construction of discrete perforations smaller than this. On the other hand, larger pores would not be possible because of the increased hazards from predators and parasites.

It has been found (Brown and Escombe 1900) that the rate of diffusion through small pores corresponds more closely to their diameter than to their area. Therefore, small perforations comprising only a small total area of a membrane covering a tube permit a much greater amount of diffusion than might be expected. For instance, a membrane with only 2.8% of its area in pores of 0.38 mm. diameter passed 51.7% as much CO₂ as if there had been no membrane. The perforation systems of *Apicotermes* would not be expected to be arranged so as to permit the maximum amount of diffusion possible, since there is the problem of maintaining a high humidity. However, one might guess that the arrangement of

pores would be such that a high efficiency for each pore was possible. There would probably be an advantage to having as few pores as is consistent with an optimal (not necessarily maximum) rate of diffusion. Pores in excess of this might well present problems such as weakening of the structure of the nest; increased chance of entrance by predators, parasites, or molds; and the increase of water vapor loss during periods of dryness. Brown and Escombe found that the rate of diffusion per pore (0.38 mm. diam.) was greatest when they were spaced 10 or more diameters apart. This is because a diffusion shell is formed around each pore and at closer pore spacings these shells overlap and reduce the diffusion efficiency. Their data also show that there is only slight interference between adjacent pores even at distances of 7 diameters. It might thus be suspected that the pores of *Apicotermes* nests would be spaced not less than approximately 7-10 diameters apart in order to permit maximum diffusion efficiency per pore. Spacings greater than this would decrease total diffusion but would not affect the efficiency per pore. Spacings less than this would increase diffusion, but since the diffusion shells would begin to interfere with each other, any small diffusion advantage would probably not compensate for the disadvantages of a larger number of pores. It is thus interesting to note from measurements given by Schmidt (1955 *a*) that the horizontal distance between centers of adjacent wall perforations varies from 5.7 to 10.8 millimeters. It might be supposed that the size of diffusion shells would also be a factor in determining the height of stories (and thus the vertical distance between pores). This measurement varies from 5.9 to 10.0 millimeters.

All these measurements of spacing fall within or very close to the 7-10 diameters found by Brown and Escombe to permit maximum diffusion per pore. All known nests with pores fall within or near this not very large range in spite of variations in habitat, detail of nest structure, and nest size. This range of measurements applies to both vertical and horizontal spacing of perforations. The spacings within a nest are remarkably regular. The observed spacing of perforations thus tends to support the assumption that pores exert a selective advantage through facilitation of gas exchange. It is of interest that Brown and Escombe found the 7-10 diameter spacing in another type of biological gas diffusion system—the stomata of *Catalpa* leaves.

The fact that the internal perforations are usually slits might somewhat modify the application of Brown and Escombe's data to these structures since their diffusion shells would differ in shape. However, the fact that slits are usually slightly narrower than pores and that diffusion through slits is only about 83% of that through pores of the same perimeter (Sayre 1926) suggests that diffusion through slits is not very much (if at all) greater than through pores and that the conclusions based upon pores should also apply approximately to slits. No good explanation is presently available for the internal openings usually being in the form of slits instead of round pores.

REGRESSION OF PERFORATIONS.

The importance of extended wet periods in the evolution of pores has been noted. It would be expected that the length and severity of dry periods would also be important. As important as perforations must be in the homeostatic control of some atmospheric factor within the nest,

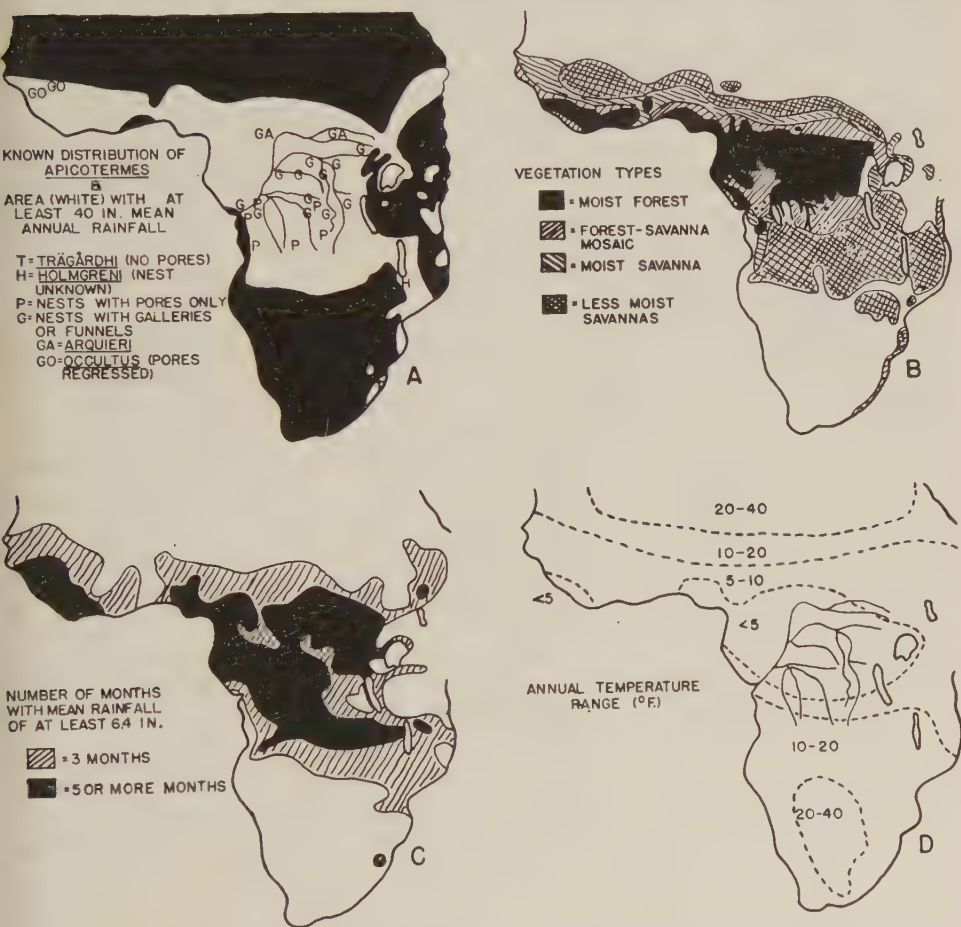


FIG. 1. — The known distribution of *Apicotermes* and some of the pertinent ecological factors within this range. A. Data for distribution mainly from DESNEUX (1953, 1956) and EMERSON (1953, 1956 a). Rainfall Data after KENDREW (1937). B. After AUBREVILLE et al. (1959). C. Data from Weather Bureau (1959) and WERNSTEDT (1959). D. After GOODE (1950).

they must also present problems in the control of nest humidity in those areas with a dry season. Therefore, one would expect that in some areas where the wet season is such as to provide a selective advantage to perforations during that period, this advantage could be overcome by the dis-

advantages of pores during a sufficiently extended dry period. In this case pores would either not evolve or would be lost.

In this respect, it is of interest that one species, *A. occultus*, has circular galleries but no perforations. The absence of pores is undoubtedly the result of regression (Desneux 1953; Emerson 1953, 1958; Schmidt 1955 *a*). The presence of circular galleries, the method of gallery evolution in other branches of the genus, and the presence of perforations in all closely related species suggests that perforations have been lost rather than that circular galleries have evolved independently of any perforation system. Climatic data from the same sources used to make Figure 1 C show that the known range of this species (Fr. Guinea) has an extended dry season of 2-3 months with less than 0.19 inches mean monthly rainfall. A dry season is also indicated by the presence of savanna (an indicator that rainfall during a portion of the year is inadequate to support large areas of forest). With the exception of the area around the mouth of the Congo, the known range of the species of *Apicotermes* building perforations has only 0-2 (mostly 0) months of such low rainfall. The area at the mouth of the Congo has many local variations in habitat and climate and it seems probable that the pore-building species living there are actually in the less dry portions. In most of those cases where habitat information is available, a forest habitat is indicated.

It is quite possible that other factors may have also contributed to the loss of pores. Climatic data show that the wet season in French Guinea has extremely high rainfall. There are 2-5 months with a mean rainfall of at least 10 inches. The range of known pore-builders does not exceed one (usually zero) months of such heavy precipitation. Therefore, it is improbable that the pores of *A. occultus* regressed because of any reduction in gas exchange difficulty. One might speculate that as the rainfall increases beyond a certain limit, the value of the perforations decreases. The value of pores probably depends to a large extent upon the presence of an area immediately surrounding the nest that drains easily and has a relatively low degree of saturation (compared to the soil). If rainfall were so high and drainage insufficient, this area might remain saturated for sufficiently long periods that the pores would contribute little to the rate of diffusion. Difficulties with molds penetrating the nest might also be expected to increase with increased degree and duration of soil saturation. *Apicotermes occultus* is a member of a very distinct branch of the genus. Although the nest structure of this branch superficially resembles the nests of the other branch found largely in the Congo basin, there are many differences and the two branches probably diverged fairly early in their evolution. It is possible that the *occultus* branch has evolved an increased resistance to an excess or deficiency of whatever gas (or gases) were of primary importance in the evolution of pores. They may have evolved other adaptations for the control of this gas (for instance the presence of a surrounding space rather than an envelope of sand as in the other branch of the genus). In either case, the value of perforations

would be reduced, thus permitting their regression and the loss of the accompanying difficulties in humidity control.

Apicotermes arquieri is very closely related to *A. occultus* and builds nests that are similar except that perforations are present as well as circular galleries. The following discussion of this species is based upon the descriptions and photographs of Desneux (1953) and Grassé and Noirot (1954) and radiographs by Schmidt (1955 *a*). The external pores between the circular galleries and the nest exterior are not visible from the outside of the nest because of the covering of shagreen network. Photographs and radiographs show that the external pores are continuous from the inner surface of the galleries to the external surface of the nest. The relation of these pores to the shagreen network is not known, but it is not improbable that they communicate with the spaces between the cemented particles of this network. Whatever the exact functional relationship is found to be, it cannot be considered "regressed" with any degree of certainty. The primitive stages of the *arquieri* perforation system are unknown and it is therefore possible that the external pores have never been more open in this group of the genus. The mere fact that the pores can not be seen on the external surface does not justify the assumption that they are nonfunctional, since the same situation occurs in most nests because of the shagreen network. The internal perforation is in the form of a continuous slit. Although photographs and radiographs show that this is open from the galleries to the nest interior, approximately one-half of its length is blocked by sand grains where it opens into the nest interior. Again this need not necessarily be interpreted as a reduction in function, since nothing is known of more primitive stages of this structure. As noted above, the studies of Brown and Escombe (1900) clearly show that a membrane that has even a small portion of its area in small pores will permit relatively large amounts of diffusion to take place. It is therefore obvious that the sand grains at the proximal end of the continuous slits do not reduce diffusion to anywhere near a level that could be construed as nonfunctional. The function of these sand grains is at present unknown. It might conceivably represent a method of modifying the rate of diffusion in response to environmental changes, although this is purely speculation (Desneux 1953).

It has been suggested that the perforation system of *A. arquieri* nests might be in the early stages of the regression so clearly seen in *A. occultus* (Desneux 1953, Emerson 1953, Schmidt 1955 *a*). The evidence just discussed by no means eliminates such a possibility and this suggestion may yet prove to be valid. However, it should be recognized that the data presently available do not provide a factual basis for such a conclusion. The assumption of an incipient regression of the *arquieri* perforation system may have stemmed from the close relationship of this species to *A. occultus* and the location of both species in the savannas just north of the central rainforest. It seems, however, that the habitats of these two

species may differ more than has generally been assumed. Although *A. occultus* has been collected in savanna, the location of *A. arquieri* actually seems to be more nearly forest-savanna mosaic (Fig. 1 B). Keay (Aubréville, et al. 1959) states that "in most of the country mapped as Forest-Savanna Mosaic the climate is not more arid than parts of the Moist Forest regions, and it is generally agreed that the savannah in the mosaic has been derived by degradation from Moist Forest." Although the area in which *A. arquieri* has been collected does have a dry season (2-3 months with precipitation less than 1.57 inches) it does not compare in severity with that of the known range of *A. occultus* (the number of months with less than 0.19 inches of rain is zero in the case of the former and 2-3 in the case of the latter). Some of the range of *Apicotermes* below a latitude of about 4° S. has a dry season of greater length and severity than does the range of *A. arquieri* and yet species there have not lost their perforations. This difference in the dry seasons encountered by *A. arquieri* and *A. occultus* is probably the main explanation for the absence of perforations in one but not in the other of these closely related species.

Functions of shagreen network.

The external surface of the nests of all species of *Apicotermes* building perforations is covered by some type of shagreen network. The most primitive species, *A. tragardhi*, lacks both perforations and a shagreen network. It appears that this structure is also absent in the nests of the closely related genera. Therefore, it seems that the shagreen network is functionally related to the perforations systems and that the evolution of the two structures has been closely interrelated.

Three possible functions of the shagreen network might be mentioned. First, this structure may somehow protect the distal openings of the perforation system. The factor against which protection might be afforded is not known. It might be fungi. As would be expected in a group of insects living in an atmosphere almost saturated with water vapor, molds present a problem (Emerson 1938). The shagreen network may protect the pores against the entrance of ground water during heavy rains. However, it is difficult to see how this structure would be of value in this way since capillary action in pores of such small size would surely prevent the entrance of water.

A second function, in nests surrounded by an envelope of sand, is probably the prevention of clogging of the perforations by sand. If the shagreen network is built in such a way that continuity between the perforations and the spaces between the sand grains of the network is effected (at least in most cases) then these pores would be assured of maintaining their function. Under these conditions the perforations would be connected with numerous spaces between the sand grains of the network,

and it is unlikely that all of these spaces would become stopped up simultaneously. On the other hand, if pores were immediately adjacent to the envelope of loose sand, many of them would certainly become stopped up with sand. In this respect it is of interest that the type of shagreen network is entirely different in those species oriented within a space instead of a sand envelope. Here it is much thinner and more tightly applied to the nest wall. Because of the space surrounding the nest it would be expected that the shagreen network no longer functions in the suggested manner. This may have contributed to its modification in these species.

A third function must certainly be in effect in at least those nests having a very thick shagreen network. Even at a thickness of only 0.5 cm. this layer would considerably increase the effective diffusion surface of the nest and thereby facilitate gas exchange. This facilitation is discussed in more detail below in connection with the spaces and sand envelopes surrounding nests (see also Table I). A space or sand envelope would also provide the same advantage, and might thereby reduce the effectiveness of this particular function of the shagreen network. This might be a partial explanation for the reduction of this layer in the more highly evolved species.

It is probable that perforations could not have attained their full effectiveness without the prior (or parallel) evolution of shagreen networks, spaces, or sand envelopes.

Functions of spaces and sand envelopes.

One is likely to think of a space as related to temperature control. Coaton has recently found nests of *A. tragardi* with spaces and unasociated with the nests of other genera of termites (Emerson, personal communication). The fact that the species building their nests in spaces (*lamani* at the mouth of the Congo, *tragardi*, *occultus*, and *arquieri*) live in regions of greater temperature variations (Fig. 1 D) than most of the range of the other species with sand envelopes suggests that temperature regulation may be one of the functions of this space.

Another function, just introduced above in the discussion of the shagreen network, must be of considerable importance in all members of the genus. Either a sand envelope or space would drain much more rapidly and completely than the surrounding soil and diffusion through these structures would occur much more rapidly than through the soil. In effect, the diffusion surface of the nest might, therefore, be considered to be not the external surface of the nest itself but rather the interface between the sand envelope or space and the soil. The space or sand envelope thus has the effect of increasing the diffusion surface and thereby facilitating gas exchange. Without making some simple calculations one is not likely to realize the extent of this increase in surface. It is clear from Table I that a space or envelope (or even a heavy shagreen network) must con-

tribute greatly to the rate of gas exchange. The data for 10 cm. and 20 cm. nests is probably most typical—5 cm. and 30 cm. nests being near the extremes of sizes usually found. A nest of *A. arquieri* with vertical axis of 21 cm. and a horizontal axis of 16 cm. is described by Grassé and Noirot (1954) as having a space whose thickness at the upper pole was about

TABLE I. — Diffusion surfaces of nests of different sizes and with envelopes or spaces of various thicknesses. Four cm. thickness for nest of 5 cm. diam. is omitted since this combination is not likely to occur. A thickness of 0.5 cm. is not likely to occur in any nest but is included here to show the effect of a heavy shagreen network. For simplicity of calculation, nests are assumed to be spheres. The numbers in parentheses indicate the percent of increase of diffusion surface resulting from the presence of a space or envelope. Diameters of 10 and 20 cm. represent the nests most commonly collected.

NEST DIAM. (cm.)	THICKNESS (cm.) OF SPACE OR SAND ENVELOPE.				
	0	0.5	1	2	4
5	79	113 (43)	154 (95)	255 (223)	—
10	314	380 (21)	453 (44)	616 (96)	1,018 (224)
20	1,257	1,386 (10)	1,521 (21)	1,810 (44)	2,464 (96)
30	2,828	3,020 (7)	3,218 (14)	3,633 (28)	4,538 (60)

5.5 centimeters. In five nests of *A. angustatus* with heights of 8, 16, 20, 24, 40, and 42 cm. Desneux (1953) notes sand envelopes of thicknesses of 2, 5, 1, 5, 2.5, and 7 cm. respectively. The data in Table 1 are thus seen to be conservative as far as the thickness of spaces or envelopes is concerned. An area, surrounding a nest, that has higher diffusion capacity than the surrounding soil would be expected to be of advantage even in nests without pores. It is therefore of interest that *A. tragardhi* has no perforations but is surrounded by a space. Grassé (1958) states that such spaces are also found in *Macrotermes*, *Acanthotermes*, and *Sphaerotermes*. He mentions spaces of 1-2 cm. in thickness in nests of *Cornitermes cumulans* with axes of about 30 and 35 centimeters.

At present it is unknown why one branch of the genus employs a space and the other branch a sand envelope. However, if one supposes that the spaces around *A. tragardhi* nests (unfortunately still undescribed) are rather crude and have no supporting structure, one may propose a logical explanation. A sand envelope may have evolved for stabilization of the interface between the space and soil. Grassé and Noirot (1954) note that

the spaces of *A. arquieri* nests are lined with (and thus supported by) shagreen network. The description of *A. lamani* nests by Desneux (1953) suggests that a similar situation occurs in that species. Such an arrangement may have evolved secondarily from sand envelopes because of the superiority of spaces to envelopes in both diffusion facilitation and thermoregulation. The more severe dry seasons and greater temperature fluxuations of the ranges of space-builders may have provided the force responsible for this change.

Summary.

Climatic and physical chemical data support the assumption that wall perforations function as gas diffusion systems.

An incipient regression of pores in *A. arquieri* nests is neither supported nor contradicted by available evidence. The evidence is consistent with pore regression in *A. occultus*.

Increase of diffusion surface may be an important function of the shagreen network and of the space or sand envelope surrounding nests.

Sand envelopes may have evolved for the stabilization of unsupported spaces surrounding nests. These envelopes may have, in turn, evolved into spaces supported with shagreen network.

Zusammenfassung.

Das klimatisch und physikalchemisch Data bestätigen den Glaube das Wanddurchbohrunge als Gasdiffusionsysteme betragen.

Das Data bestätigen nicht ein anfänglich Verlust von den Durchbohrunge in *A. arquieri* Nester, aber ist mit Durchbohrung Verlust in *A. occultus* folgerecht.

Das Shagrinnetzwerk, der Raum, und die Sandeinwicklung zunehmen die Diffusionoberfläche.

Die Sandeinwicklung entwickelte vielleicht für stabilisieren von den Primitivräume. Dann entwickelte vielleicht diese Einwicklung in Räume mit Shagrinnetzwerk tragen.

Résumé.

Les données climatiques et physiques appuient l'hypothèse selon laquelle les ouvertures des parois jouent le rôle de systèmes de diffusion des gaz.

Ce que l'on peut prouver n'affirme ni n'infirme une régression naissante des pores dans les nids d'*A. arquieri*. La régression des pores chez *A. occultus* est prouvée.

Il se peut que l'augmentation de la surface de diffusion soit une fonction

importante du réseau chagriné et aussi de la couche de sable ou d'espace qui entoure le nid.

Peut-être une couche continue de sable s'est-elle développée dans le but de stabiliser les vides sans appuis qui entourent les nids. Ces couches ont pu à leur tour se développer dans les vides qui sont appuyés aux réseaux chagrins.

BIBLIOGRAPHIE

1959. AUBREVILLE (A.), DUVIGNEAUD (P.), HOYLE (A. C.), KEAY (R. W. J.), MENDONCA (F. A.), FIGHI-SERMOLLI (R. E. G.). — *Vegetation map of Africa south of the tropic of cancer* (Oxford Univ. Press).
1900. BROWN (H. T.), ESCOMBE (F.). — Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants (*Phil. Trans. Roy. Soc.*, séries B, **193**, 223-291).
1953. DESNEUX (J.). — Les constructions hypogées des *Apicotermes*, termites de l'Afrique tropicale (*Ann. Mus. Roy. Congo Belge*, sér. 8°, **17**, 1-98). — 1956. Le nid d'*Apicotermes rimulifex* Emerson (*Rev. Zool. Bot. Afric.*, **53**, 92-97).
1938. EMERSON (A. E.). — Termite nests, a study of the phylogeny of behavior (*Ecol. Monogr.*, **8**, 247-284). — 1953. The African genus *Apicotermes* (Isoptera; Termitidae) (*Ann. Mus. Roy. Congo Belge*, sér. 8°, **17**, 99-121). — 1956 a. Ethospecies, ethotypes, and the evolution of *Apicotermes* and *Allognethotermes* (Isoptera; Termitidae) (*Amer. Mus. Novitates*, 1771, 1-31). — 1956 b. A new species of *Apicotermes* from Katanga (*Rev. Zool. Bot. Afric.*, **53**, 98-101). — 1956 c. Regenerative behavior and social homeostasis of termites (*Ecology*, **37**, 248-258). — 1958. The evolution of behavior among social insects (*Behavior and evolution*, edited by A. Roe and G. G. Simpson, Yale Univ. Press).
1950. GOODE (J. P.). — *Goode's School Atlas* (N. Y., Rand McNally).
1958. GRASSÉ (P.-P.). — Sur le nid et la biologie de *Cornitermes cumulans* (Kollar), termites Brésilien (*Insectes Sociaux*, **5**, 189-200).
1954. GRASSÉ (P.-P.), NOIROT (C.). — *Apicotermes arquieri* (Isoptère) : ses constructions, sa biologie. Considérations générales sur la sous-famille des *Apicotermitinae* nov. (*Ann. des Sci. Nat. Zool.*, 11^e série, **16**, 346-388).
1937. KENDREW (W. G.). — *The climates of the continents* (The Clarendon Press).
1926. SAYRE (J. D.). — Physiology of stomata of *Rumex patientia* (*Ohio J. Sci.*, **26**, 233-266).
- 1955 a. SCHMIDT (R. S.). — The evolution of nest-building behavior in *Apicotermes* (Isoptera) (*Evolution*, **9**, 157-181). — 1955 b. Termite (*Apicotermes*) nests—important ethological material (*Behaviour*, **8**, 344-356). — 1958. The nest of *Apicotermes tragardi*—new evidence on the evolution of nest-building (*Behaviour*, **12**, 76-94).
1959. Weather Bureau, U. S. Dept. of Commerce. *World weather records 1941-1950* (Wash., D.C., U.S. Gov. Printing Office).
1959. WERNSTEDT (F. L.). — *World climatic data-Africa* (P. O. Box 457, State College, Penna, F. L. Wernstedt).

LA « SOCIABILITÉ » DES CREMASTOGASTER (HYMENOPTERA-FORMICOIDEA)

par
J. SOULIÉ

(Laboratoires d'Entomologie de la Faculté des Sciences de Toulouse et de Biologie animale
du Collège scientifique universitaire de Tours.)

(Die gemischten Kolonien de WASMANN et de DOHRN).

Souvent, au cours de récoltes abondantes, la pénurie des moyens de ramassage nous a fait mélanger des fourmis de même espèce mais provenant de nids différents, proches ou éloignés. Par exemple :

Cr. auberti. — Le 19 avril 1953, à la station de la Montagne de la Clappe, nous avons mélangé dans la même fiole de Roux des ouvrières et du couvain prélevés dans trois nids séparés mais relativement proche les uns des autres (3 à 4 m de distance). Au moment du mélange (et par suite aussi des perturbations dues à la récolte au moyen de l'aspirateur) les ouvrières, complètement affolées, se précipitent les unes sur les autres et s'empoignent au moyen de leurs mandibules. Le couvain est complètement négligé. Après la récolte, la fiole est préparée pour le voyage (1). Le lendemain matin, au laboratoire, la fiole est débouchée et installée telle quelle avec sa population dans un grand cristalliseur. Le calme est revenu à l'intérieur de la fiole de Roux. Les larves sont toutes groupées ensemble sous des débris végétaux et sont soignées par des ouvrières dont il est impossible de retrouver l'origine. Le « mélange » des colonies est complet.

Cr. scutellaris. — Dans les stations Forêt de Bouconne I et II nous récoltons le 17 avril 1955 et mélangeons après la récolte dans la même fiole de transport des ouvrières et du couvain de *Cr. scutellaris* provenant de trois nids fort éloignés les uns des autres.

Nous avons récolté :

— Une petite colonie bouturée dans une branche morte de chêne (sans couvain ni femelle) ; nous n'avons pas pu découvrir la colonie mère de ce bouturage sans doute relativement récent (travaux d'aménagement du nid très peu poussés).

— Un fragment de colonie (ouvrières et couvain) prélevé sous des écorces d'un pin mort (nid du 2^e type dérivant d'un nid du 1^{er} type, car l'année précédente le pin était encore vivant).

Ces deux fourmilières (Bouconne I) étaient séparées par 5 ou 600 m de taillis.

— Des fragments de colonies (très nombreuses ouvrières et couvain) prélevés à différentes hauteurs dans un nid (décrit comme variante du 2^e type) installé à la base d'un énorme pin sylvestre.

Cette fourmilière (Bouconne II) était séparée des deux précédentes par une distance de plus de 2 km de forêt.

(1) Ch. Techniques d'études et d'élevages, in: J. SOULIÉ. Étude de la nidification chez quelques espèces de *Cremastogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et du Sud-Est asiatique. *A paraître*.

Comme dans l'exemple précédent, au moment du mélange, les ouvrières négligent complètement le couvain et se livrent un combat en règle (sans que cependant, pas plus que précédemment, nous ayons retrouvé de cadavres d'ouvrières tuées pendant la bataille, ou même d'ouvrières sérieusement éclopées. Il n'y a jamais non plus d'émission de venin par l'extrémité de l'abdomen). Les ouvrières essayent de se saisir mutuellement par les antennes ou les pattes et, quand elles y ont réussi, se secouent furieusement ou se roulent en boule.

Le soir-même, quand nous installons cette récolte au laboratoire, le calme est revenu et les larves ont été mises en commun comme chez *Cr. auberti*.

Nous avons aussi procédé à des mélanges en élevages, de colonies de tous types, complètes ou non.

Cr. scutellaris. — a) Élevage n° 10 : Cet élevage était formé à l'origine d'ouvrières et de couvain récoltés sous les écorces d'un pin mort (station Bouconne I) le 12 avril 1953. Il était installé sous des écorces de pin (nid reconstruit) dans un aquarium à bords vaselinés.

Le 15 septembre 1953, nous avons ajouté à cet élevage une femelle ailée et vingt ouvrières provenant d'une petite colonie bouturée en élevage à partir d'une colonie mère ramenée de Faugères (Hérault).

Dès l'introduction des « étrangères » dans l'élevage n° 10, se produisent d'importantes perturbations comme au moment des mises en commun des récoltes. Les ouvrières se battent. La femelle introduite est saisie aux ailes par deux ouvrières « anciennes ». Au bout d'un quart d'heure, cette femelle a été désailée.

Deux heures après, tout est rentrée dans l'ordre. Il n'y a dans l'aquarium aucun cadavre d'ouvrières. Les ouvrières introduites sont mêlées aux autres. La femelle, désailée, entourée d'une quinzaine d'ouvrières est installée dans une anfractuosité d'écorce de pin. Des ouvrières vont et viennent dans l'aquarium comme à l'accoutumée, et d'autres s'occupent du couvain.

b) Élevage n° 67. Au départ, cet élevage est composé de nombreuses ouvrières, de quelques mâles et de deux femelles ailées récoltées à la station de la Montagne de la Clappe (nid du 4^e type). Le 21 octobre 1955, il est installé à l'intérieur d'une grosse branche d'amandier dans le myrmécodrome. Les deux femelles se sont désailées et ont été retrouvées mortes au pied de la bûche de bois le 28 octobre 1955. Le 4 novembre, le nid a été rejoint par une colonne d'ouvrières évadées de l'élevage n° 62 (colonie du même type : ouvrières, mâles et femelles ailés venant d'un nid du 2^e type, station Touch). Après de brefs combats aux entrées du nid et sur le sable servant de champ trophoporique, toutes les ouvrières, envahies et envahisseuses, ont disparu à l'intérieur du nid. Le soir même, nous avons ajouté à cette colonie « mélangée » une femelle ailée provenant aussi de l'élevage 62. Elle a été acceptée sans difficultés et entraînée à l'intérieur du nid de bois.

c) Élevage n° 63. Élevage constitué uniquement d'ouvrières récoltées à l'aspirateur sur une colonne provenant du nid de la station 0, le 12 août 1955.

Rajouté le 9 septembre des ouvrières prélevées dans une petite colonie bouturée dans une branche sèche de pommier (et provenant du même nid). Même comportement initial et même résultat final.

d) Élevage n° 49. Fragment de colonie (ouvrières et couvain) récoltées sous des écorces de pin (nid du 1^{er} type) à la station Bouconne I, le 17 avril 1955. L'élevage est installé sous des écorces dans un cristalliseur. Le 29 avril 1955 nous introduisons des ouvrières provenant de l'élevage n° 48 : nombreuses ouvrières (provenance Bouconne I) ayant formé une colonie bouturée dans des écorces de pin jetées sous une table d'élevage et découverte le 25 avril 1955.

Toujours même comportement et même résultat.

Cr. auberti. — Élevage n° 74 : Colonie complète de *Cr. auberti* (femelle fondatrice, ouvrières, couvain) récoltée à la Montagne de la Clappe le 21 octobre 1955. Le 15 décembre, la femelle et de nombreuses ouvrières se sont évadées, en emportant une partie

du couvain. Elles ont été récupérées trois jours après sous un cristalliseur, mais le couvain emmené était presque tout desséché.

Le 30 janvier 1956 la femelle et presque toutes les ouvrières se sont évadées à nouveau et se sont introduites dans l'élevage n° 74 (ouvrières et couvain provenant aussi de la Clappe mais d'une autre fourmière). L'installation dans le nouveau nid étant accomplie quand nous nous en sommes aperçu nous n'avons pas pu savoir comment les envahisseuses avaient été accueillies (les envahies étaient en beaucoup plus grand nombre). Dans le nid abandonné il ne reste plus que quelques ouvrières soignant un couvain peu abondant qui périclité peu à peu. Le 6 avril 1956, toutes les ouvrières restantes ont rejoint l'élevage n° 74.

Chez *Cr. vandeli* et *Cr. skounensis* nous avons procédé à des transferts d'ouvrières, mais échelonnés dans le temps, sur des colonies bouturées.

Si le temps écoulé entre deux transferts d'ouvrières a été suffisamment long, il y a bataille entre ouvrières *provenant du même nid* comme dans le cas où on mélange des ouvrières de deux nids différents. Puis peu à peu tout se calme et les ouvrières collaborent ensemble à l'amorce de construction d'un nid terricole (sans pousser bien loin les travaux, car il n'y a jamais eu de couvain dans ces colonies bouturées).

Cr. vandeli. — 1^{er} bouturage : 18 février 1957 matinée ;

— 2^e bouturage : 18 février 1957 soirée.

Pas de bataille entre ouvrières.

— 3^e bouturage : 23 février 1957.

Il y a une hostilité marquée des premières ouvrières bouturées, vis-à-vis des nouvelles occupantes. Pendant une demi-journée, nous avons deux groupes assez distincts, mais le lendemain il est impossible de distinguer anciennes et nouvelles ouvrières.

— 4^e bouturage : 2 mars 1957.

Dès que les nouvelles occupantes ont commencé à se répandre à la surface du sable contenu dans la cloche à microscope servant de nid pour la colonie bouturée, une vive agitation se répand parmi les occupantes primitives. Une bataille ne tarde pas à s'engager autour du débouché du petit pont de carton mettant en communication colonie mère et colonie bouturée. Mais bientôt les anciennes occupantes sont submergées par le flot des nouvelles arrivantes. Des combats singuliers ont encore lieu de-ci, de-là.

Le lendemain, un grand nombre d'ouvrières travaillent en commun à creuser des galeries dans le sable et à emplir leur jabot de jus sucré disposé dans une coupelle.

— 5^e bouturage : 12 mars 1957.

Nous assistons à la répétition des mêmes phénomènes.

Nous avons aussi essayé de faire vivre en commun des ouvrières d'espèces différentes (et uniquement des ouvrières, sans couvain, ni sexués).

Nous bouturons des ouvrières de *Cr. vandeli* sur sable humide :

— 1^{er} bouturage : 24 février 1957.

— 2^e bouturage : 25 février 1957.

Le 26 février 1957 nous mettons en communication cet élevage avec une fourmière de *Cr. ledouxi*.

Les ouvrières de *Cr. vandeli* avaient commencé à creuser des puits dans le sable (amorce d'un nid de type terricole). Les *Cr. ledouxi* attirées par un morceau de sucre commencent à franchir en rangs serrés le petit pont de carton faisant communiquer les deux nids. Dès que quelques ouvrières de *Cr. ledouxi* sont entrées en contact avec celles de *Cr. vandeli*, une grande agitation s'empare de celles-ci. Elles quittent en hâte leurs travaux de terrassement et se portent au devant des assaillants. En moyenne elles

sont de taille supérieure et triomphent en combat singulier. Il y a des victimes ; ouvrières coupées en deux au niveau du pétiole ou noyées dans l'eau du bac. Quand nous estimons que le nombre d'ouvrières de *Cr. ledouxi* passées dans le nid bouturé est suffisant, nous interrompons la communication. Les combats continuent pendant près de deux heures, puis peu à peu se ralentissent et finissent par cesser, cependant que les ouvrières des deux espèces restent en groupes nettement séparés.

Le lendemain, par contre, il y a bien deux amorces de nids séparés, mais des ouvrières des deux espèces (reconnaissables à leurs tailles différentes) travaillent sur les deux chantiers et se nourrissent à la même coupelle. Toujours avec les mêmes résultats nous avons successivement mis le nid bouturé en communication :

- le 27 février }
 le 1^{er} avril }
 le 9 avril } avec la colonie mère de *Cr. vandeli*.
- le 18 avril avec une colonie de *Cr. ledouxi* bouturée sur kapokier depuis
 le 28 janvier 1957,
- le 23 mars avec la colonie mère de *Cr. ledouxi*.
- le 24 mars }
 le 25 mars }
 le 11 avril }
 le 14 avril } avec la colonie mère de *Cr. vandeli*.

— le 22 avril est établie une communication permanente avec la colonie de *Cr. ledouxi* bouturée sur kapokier.

CONCLUSIONS. — Quand on met en contact des populations d'ouvrières provenant de deux nids différents (qu'il s'agisse d'ouvrières de même espèce ou même d'espèces différentes, à condition qu'elles soient suffisamment proches et aient *un mode de vie analogue*) il y a d'abord une phase d'hostilité et d'irritation réciproque allant jusqu'au combat (causant d'ailleurs peu de victimes). Puis peu à peu l'effervescence se calme. Celle-ci recommence quand on introduit de nouvelles ouvrières dans le nid ou sur le territoire (champ trophoporique) de ce nid. Les anciens adversaires font front commun contre les nouveaux envahisseurs, même s'ils proviennent de l'un ou de l'autre nid d'origine (colonie mère) des ouvrières bouturées.

Ceci semble indiquer que le nid communique une « odeur » commune aux ouvrières qui l'habitent. Le réflexe normal est de chasser tout ce qui n'est pas imprégné de cette odeur. Puis, au bout d'un certain temps, la lassitude vient et les « étrangères » sont *tolérées*. Celles-ci s'imprègnent à leur tour de l'odeur de leur nouveau domicile et sont alors *acceptées*. Le même phénomène recommence indéfiniment à chaque apport nouveau d'ouvrières, à condition, par exemple, si l'on bouture plusieurs fois des ouvrières provenant d'une même colonie mère, que les ouvrières aient le temps, entre chaque nouveau bouturage, d'« oublier » l'odeur du nid ancien et de s'imprégner de celle du nouveau nid.

I. — LES « CREMASTOGASTER » ET LES AUTRES INSECTES, PETITS VERTÉBRÉS, ETC.

Les *Cremastogaster* sont, d'une manière générale, des fourmis « agressives », qui ne tolèrent pas de présence étrangère sur leur territoire, cette agressivité s'exaspérant aux proches abords du nid.

On peut d'ailleurs observer des degrés dans cette agressivité. Parmi les espèces étudiées :

<i>Cr. sordidula</i>	} peu agressives
<i>Cr. auberti</i>	
<i>Cr. scutellaris</i>	agressive
<i>Cr. ledouxii</i>	} très agressives
<i>Cr. skounensis</i>	
<i>Cr. vandeli</i>	la plus aggressive de toutes les espèces rencontrées.

Nous avons eu maints exemples tant au cours d'observations dans la nature que dans nos élevages :

Aux environs de Banyuls, un minuscule *Psammodrome* aventuré sur un nid (2^e type, sur olivier très âgé) d'une puissante colonie de *Cr. scutellaris* est en quelques minutes submergé d'ouvrières et enfoui dans les profondeurs du nid. L'irritation et l'agitation des ouvrières subsistent plus d'une demi-heure après la disparition du petit lézard, puis se calment lentement.

Même comportement des ouvrières des trois espèces cambodgiennes vis-à-vis de blattes, gros criquets, margouillats fournis par l'expérimentateur. Souvent, le soir, des termites ailés tombent sur la fourmilière et sont rapidement tués et dépecés. Parfois ce sont des Scarabéides de petite taille, de 1 cm de long, qui s'égarent près du nid. Ils sont immédiatement attaqués et la plupart du temps ne doivent leur salut qu'à leur forte cuirasse (ils se roulent sur eux-mêmes et finissent par tomber dans l'eau du bac ou les ouvrières les plus acharnées finissent par les lâcher).

II. — LES « CREMASTOGASTER » ET LES AUTRES FOURMIS.

N. A. WEBER a décrit du Venezuela, de la Guyane britannique et de Surinam, une biocénose dans laquelle un *Cremastogaster* : *Cr. limata parabiatica* vit en « association » avec deux autres espèces de fourmis ; *Camponotus femoratus* et *Solenopsis parabiatica* (avec de plus des Diptères parasites et deux Myrmécophiles)

Nous n'avons, pour notre part, jamais observé de cas analogues.

L'observation qui s'en rapprocherait le plus est celle que nous avons faite un jour de l'exploitation en commun (1) d'Homoptères radicaux par trois espèces de fourmis : *Cr. auberti*, *Tetramorium semilæve* André, *Lasius*

(1) Ou plutôt en « bon voisinage ».

(= *Formicina*) *flavus* F. Mais ce cas n'a été rencontré qu'une fois et paraissait dû au hasard.

D'ailleurs, lors de l'attaque au piochon de l'arbuste portant sur ces racines les Homoptères, les colonies de fourmis furent profondément troublées et la bonne entente cessa de régner. Des combats s'engagèrent aussitôt entre *Lasius* et *Cremastogaster* et entre *Cremastogaster* et *Tetramorium*. Les plus agressifs étaient les *Tetramorium*, peut-être à cause de la proximité immédiate de leur nid (dans les racines mêmes de l'arbuste) alors que ceux des *Lasius* et des *Cremastogaster* étaient sensiblement plus éloignés.

En temps normal, les *Cremastogaster* sont aussi agressifs vis-à-vis des autres espèces de fourmis que vis-à-vis de n'importe quel autre animal. Nous avons souvent projeté à la surface d'un nid de *Cr. scutellaris* (nid du 3^e type dans une vieille branche de figuier) des ouvrières d'*Aphænogaster senilis*. Si celle-ci parvenait à se laisser tomber du nid avant d'être submergée d'ouvrières, elle réussissait à s'enfuir avec quelquefois une ou deux ouvrières de *Cremastogaster* accrochées aux pattes. Sinon elle succombait sous les projections de venin et finissait par être écartelée et dépecée après un bref combat.

III. — LE CAS PARTICULIER DE « CAMPONOTUS LATERALIS. »

Dans plusieurs notes W. GÆTSCH signale des rapports particuliers entre *Cr. scutellaris* et la variété *bicolor* de *Camponotus lateralis*. GÆTSCH déclare que *C. lateralis bicolor* suit les pistes de *Cr. scutellaris* et se mélange souvent aux colonies de cette espèce.

Pour notre part, nous n'avons jamais rencontré de colonies mélangées des deux espèces de fourmis, mais nous avons maintes fois rencontré quelques ouvrières de *Camponotus lateralis* (1) mêlées aux ouvrières butineuses d'une colonne de *Cr. scutellaris* (à Banyuls-sur-Mer, dans le jardin du laboratoire Arago et dans une oliveraie).

L'homomorphie et l'homochromie, l'allure générale des deux ouvrières sont telles que, lors des premières captures, nous ne l'avons pas fait volontairement et avons été surpris de trouver un ou deux formicides parmi nos récoltes. Par la suite, plus avertis, nous avons observé le comportement particulier des ouvrières de *C. lateralis*. Les ouvrières arrivent isolément (2) à proximité de la colonne de *Cremastogaster* et s'y intègrent (sans aucune

(1) Les ouvrières que nous avons déterminées n'appartenaient d'ailleurs pas à la variété *bicolor* mais au type de *C. lateralis* (d'après J. BONDROIT).

(2) Dans deux cas particuliers nous avons trouvé la fourmière d'où provenaient ces ouvrières. a) La colonne de *Cr. scutellaris* descendait d'un nid situé dans une cicatrice d'un vieil olivier, et la fourmière de *C. lateralis* était creusée en terre (sous une petite dalle de schiste) au pied de ce même arbre. b) La fourmière de *C. lateralis* était sous une vieille tôle (avec des galeries et des chambres en surface, la tôle servant de plafond) à une quinzaine de mètres de l'olivier où se trouvait le nid de *Cr. scutellaris*, sur la colonne de récolte duquel les ouvrières de *Camponotus* vivaient en parasites leptobiontiques (ou semi-leptobiontiques).

manifestation d'hostilité de la part des ouvrières de *Cremastogaster*). De temps en temps une ouvrière de *Camponotus* sollicite le rejet d'aliment d'une ouvrière de *Cremastogaster* en se plaçant devant elle et en la flattant des antennes. Si l'échange trophallactique a lieu, l'ouvrière de *Camponotus* quitte la colonne de *Cremastogaster* et regagne son nid. Sinon elle recommence jusqu'à ce qu'elle ait obtenu satisfaction. Nous avons remarqué que le *Camponotus* s'adressait d'ailleurs indifféremment à des ouvrières de *Cremastogaster* venant du nid ou à des butineuses à l'abdomen distendu par le mielat (avec lesquelles, évidemment, elle avait de plus fortes chances de récolter sa part).

BIBLIOGRAPHIE.

1891. DOHRN (C. A.). — Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen (*S. E. Z.*, 1891, 304-351).
1942. EIDMANN (H.). — Zur Kenntnis der *Cremastogaster impressa* EM. und ihrer Gäste. 12, Beitrag zu den wissenschaftliche Ergebnisse der Forschungsreise H. Eidmann nach Spanisch-Guinea, 1939-1940 (*Zool. Anz. Leipzig*, vol. **136**, 1942, 207-220, fig. 1-5).
1903. FIELDE (A. M.). — Artificial mixed nests of ants (*Biol. Bull.*, **2**, 81-85). — 1903. A cause of fend between ants of the same species living in different communities (*Loc. cit.*, **5**, 326-327). — 1904. On the artificial creation of mixed nets of ants (*Loc. cit.*, **6**, 326).
1942. FORSCH U. FORTSCHR. — Beobachtung und Deutung neuartigen Beziehungen zwischen Ameisen-Staaten (*Forsch. u. Fortschr.* (déc. 1942), **18**, 356-357).
1944. GETSCH (W.). — Ein neues Gastverhältnis zwischen Ameisenstaaten (*Abh. Schles. Gesells. Vaterländ-Cultur*, 1944, **116**, 1-14, 5 fig.).
1940. GETSCH (W.), SIMMERSBACH (F.), SPAUN (I. VON). — Beiträge zur Bekämpfung der Ameisen (*Z. angew. Entomol.*, **27**, 1940).
1865. HAGENS (VON). — Ueber Ameisengäste (*Berl. ent. Zeitschr.*, 105-112). — 1867. Ueber Ameisen mit gemischten Kolonien (*Loc. cit.*, 101-108). — 1868. Einzelne Bemerkungen über Ameisen (*Loc. cit.*, 265-268).
1896. KING (G. B.). — Mixed colonies of ants (*Ent. News Philad.*, **7**, 167-170).
1911. KLOSSOWSKI (W. G. V.). — Eine Ameisenschacht (*Intern. ent. Zsch. Guben*, **5**, 1911, 163-164).
1909. KNEISSE (L.). — Beiträge zur Trophobie bei den Ameisen (*Zs. Wiss. Insektenbiol. Berlin*, **5**, 1909, 76-82).
1942. LAFLEUR (L. J.). — Anti-social behavior among ants (*J. comp. Psychol.* (fév. 1942), **33**, 33-39). — 1942. Tolerance in ants (*Amer. Nat.* (janv., fév. 1942), **76**, 85-93).
1945. MORLEY (B. D. W.). — Observations on some plesiotibiotic colonies of ants (*Hymenoptera*), with notes on some other mixtobiotic colonies (*Proc. royal. entomol. Soc. London*, A (15 mars 1945), **20**, 1-4). — 1946. The interspecific relation of ants (*J. animal. Ecol. G. B.* (nov. 1946), **15**, 150-154).
1908. SAJO (K.). — Krieg und Friede in Ameisenstaat (*Stuttgart (Franckh)*, 1908, 106 p.).
1929. STAEGE (R.). — Die samensammelnden Ameisen und das Ernährungs Problem (*Zeitschr. Wiss. Insektenbiol.*, vol. **24**, 199-213).
1891. WASMANN (E.). — Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Ein Beitrag zur Biologie, Psychologie und Entwicklungsgeschichte der Ameisengesellschaften (*Münster*, 1891, 262 p., 2 pl. Reviewed in *Deutsch. Entomol. Zeitschrift*, 1891, 391). — 1901. Neues über die zusammengesetzten und gemischten

- Kolonien der Ameisen (*Allg. Zeitschr. Ent.*, **6**, 353-355, 369-371). — 1902. Neues über die zusammengesetzten und gemischten Kolonien der Ameisen (Continuation) (*Loc. cit.*, **7**, 2, etc.). — 1909. Ueber gemischte Kolonien vez *Lasius* Arten. Kritische Bemerkungen und neue Beobachtungen (*Zool. Anz. Leipzig*, **35**, 129-141).
1954. WAY (M. J.). — Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* LATR. with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidæ) (*Bull. Entomol. Res.*, G. B. (1954), **45**, 113-134, tabl., fig., 1 pl. H. T., bibl.).
1943. WEBER (N. A.). — Parabiosis in neotropical "Ant gardens" [*Ecology* (juil. 1943), **24**, 400-404, fig.].
-

SULL' APPARATO GENITALE MASCHILE DI *RETICULITERMES*

di

A. SPRINGHETTI - L. GELMETTI

Un esame comparativo è stato condotto sull'apparato genitale maschile in ninfe di I^a e II^a forma, in reali di sostituzione e di complemento, in alati di *R. lucifugus* Rossi dell'Italia Meridionale, e in alati di altre 4 specie di *Reticulitermes* delle regioni neartiche che la cortesia del Prof. T. E. Snyder (Bureau of Entomology and Plant Quarantine, Beltsville) ci ha fornito : *flavipes* Kollar, *hageni* Banks, *tibialis* Banks, *hesperus* Banks. Il materiale a disposizione, proveniente da collezioni di museo, non si trovava in uno stato di conservazione ottimale per ricerche di natura istologica, sicchè le colorazioni poterono essere fatte solo con ematossilina-eosina, e le osservazioni limitate alla struttura dell'organo.

In tutte le specie esaminate, la struttura dell'apparato genitale corrisponde alla descrizione fatta da GRASSI (1893) a da JUCCI (1924) per *R. lucifugus* e da WEESNER (1956) per *R. hesperus*.

I testicoli possono essere variamente sviluppati nei diversi individui alati della stessa specie ; ma non si è avuta l'impressione che il loro grado di maturità differisse negli individui delle 5 specie esaminate : spermatozoi infatti sono stati trovati in ogni individuo, sia nei testicoli, sia nei deferenti, sia nella vesicola seminale ; questo depone anche a favore di una completa funzionalità dell'intero apparato.

In *lucifugus*, i testicoli appaiono naturalmente assai più voluminosi nei reali che negli esemplari di ogni altro stadio : qui i singoli lobi testicolari sono più evidenti, più lunghi e grossi che nell'alato ; dalle nostre osservazioni non appaiono invece più numerosi (essi ammontano a 4 - 8) ; anche i fenomeni di spermatogenesi vi si rinvencono con frequenza maggiore che nell'alato. Nella ninfa di II^a forma i testicoli sono variamente sviluppati : in una sono notevolmente piccoli e i fenomeni di spermatogenesi vi avvengono con scarsa intensità, in altre abbiamo trovato testicoli altrettanto grandi che negli alati e contenenti molti spermatozoi ; tali differenze devono essere probabilmente poste in rapporto al grado di maturità della ninfa e alla prossimità della sua muta a reale. Anche nel testicolo della ninfa di I^a forma i fenomeni di spermatogenesi sono già iniziati, e, malgrado l'organo sia ancora molto piccolo, vi si trovano intere logge ripiene di spermatozoi in apparenza maturi.

I deferenti formano — in tutte le specie esaminate — un bacinetto collettore destinato a raccogliere i prodotti dei lobi testicolari ; tale bacinetto è mediocrementemente sviluppato negli alati, mentre nei reali di sostituzione assume proporzioni notevoli, ed è appena accennato nelle ninfe di I^a e II^a forma. In ogni stadio è stato visto pieno di liquido seminale.

I deferenti hanno decorso sinuoso ; tuttavia si può dire che corrono dapprima paralleli all'asse del corpo e che quindi piegano bruscamente verso il piano mediano fino a raggiungere le vescicole seminali e l'eiaculatore, dorsalmente ad essi. La loro parete è formata da un epitelio pluriseriato plastico di cellule secernenti avvolto da uno strato muscolare maggiormente sviluppato nella porzione terminale ; in relazione alla sua plasticità, l'epitelio del deferente appare più basso quando il lume del tubo è pieno di liquido, più spesso quando il lume è vuoto.

Il lume del deferente non è uniforme : nell'ultima porzione immediatamente adiacente alle vescicole seminali è sempre più o meno grandemente dilatato e zeppo di liquido seminale (salvo che nella ninfa di I^a forma, dove è apparso vuoto). Esso funziona da serbatoio del liquido, analogamente a quanto è stato osservato in *Zootermopsis angusticollis* (SPRINGHETTI, 1952) e in *Macrotermes natalensis* (GRASSÉ, 1937 ; GRASSÉ e BONNEVILLE, 1936 ; SPRINGHETTI, 1953) ; l'entità della dilatazione sembra in rapporto all'intensità dei fenomeni di spermatogenesi nel testicolo : nella ninfa di I^a forma l'allargamento è appena percepibile (e vi mancano totalmente gli spermatozoi) ; nella ninfa di II^a forma diventa 1,5 volte il lume degli altri tratti del deferente, nell'alato 2 o 3 volte, nel reale 2-4 volte.

In tutte le specie le *vescicole seminali* hanno la forma descritta da GRASSI e JUCCI in *lucifugus* e da WEESNER in *hesperus*. Esse constano di due tubi a fondo cieco, più o meno convoluti e più o meno dilatati. La loro parete è formata da uno strato muscolare esterno e da un epitelio pluriseriato plastico con funzione secernente ; lo spessore della parete risulta variabile a seconda del grado di riempimento dell'organo.

Le vescicole seminali hanno naturalmente dimensioni minime nella ninfa di I^a forma ; qui i nuclei dell'epitelio della parete sono molto ravvicinati e sovrapposti, e il lume è pieno di una sostanza in apparenza omogenea, leggermente basofila. Non sono stati visti spermatozoi nel loro interno.

Nella ninfa di II^a forma le vescicole seminali hanno uno sviluppo maggiore ; l'epitelio della loro parete è sempre piuttosto spesso, ma il lume è più largo (circa 1,5 volte quello trovato nella ninfa di I^a forma) e ripieno di una sostanza fluida nella quale stanno immersi un numero vario, seppure piccolo, di spermatozoi. Evidentemente le vescicole seminali delle ninfe di II^a forma sono già funzionalmente pronte ad accogliere e conservare il liquido seminale.

Negli alati di *lucifugus*, la vescicola seminale ha dimensioni assai maggiori che nelle forme ninfali, ma l'epitelio della sua parete è molto più sottile. Esse appaiono ancora piene di liquido leggermente basofilo, nel quale nuotano gli spermatozoi che in qualche esemplare sono assai numerosi, in qualche altro meno ; questi sono addensati specialmente nelle porzioni più basse delle vescicole e sono piuttosto radi o del tutto assenti nelle porzioni distali.

Anche negli esemplari alati di *hageni* le vescicole seminali sono apparse occupate da spermatozoi più o meno numerosi, e sparsi però, in tutta la cavità del serbatoio.

In *flavipes*, gli spermatozoi nella vescicola seminale erano piuttosto scarsi, e

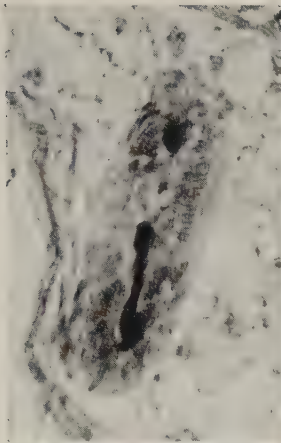


FIG. 1.

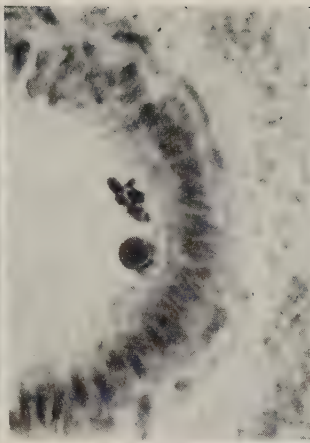


FIG. 2.

FIG. 1. — *R. lucifugus*: massa picrotica nel deferente di una ninfa di II^a forma.

FIG. 2. — *R. lucifugus*: massa picrotica e alcuni spermì nella vescicola seminale di un reale da alato bianco.

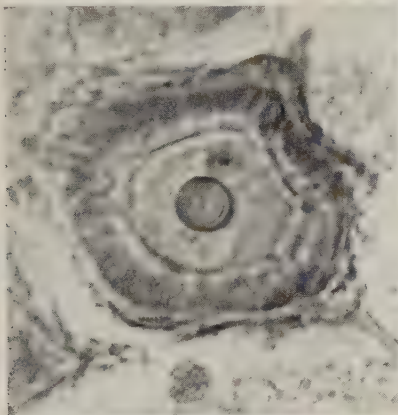


FIG. 3.

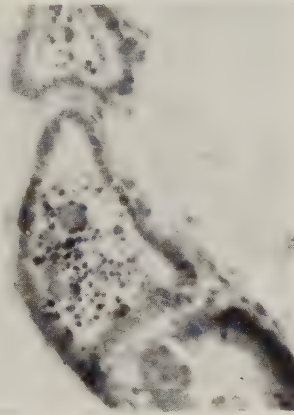


FIG. 4.

FIG. 3. — *R. flavipes*: massa picrotica e spermì nel deferente di un alato.

FIG. 4. — *R. hageni*: masse picrotiche in mezzo agli spermì nel deferente di un alato.

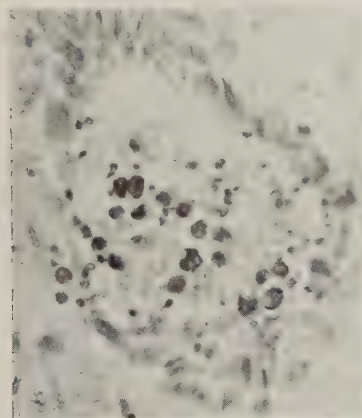


FIG. 5.

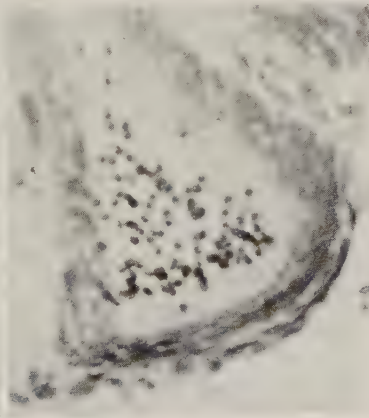


FIG. 6.

FIG. 5. — *R. lucifugus*: spermì e cellule degeneranti nel deferente di un reale di II^a forma

FIG. 6. — *R. lucifugus*: spermì nella vescicola seminale di un alato.

sempre raccolti nella porzione più bassa delle vescicole. Anche in *hesperus*, come già vide WEESNER, gli spermatozoi nelle vescicole seminali erano estremamente radi.

Nell'unico esemplare di *R. tibialis* esaminato, le vescicole erano particolarmente ridotte, specialmente come diametro, e nel liquido che riempiva il lume non si è notato alcuno spermio, quantunque la spermatogenesi nei testicoli fosse attiva.

Abbiamo avuto a disposizione un solo re vero di *lucifugus*, ottenuto in allevamento artificiale, e fissato all'età di 14 mesi della sciamatura. In questo re le vescicole seminali hanno lume notevolmente ridotto e sono assolutamente vuote di spermatozoi; sono però più lunghe che nell'alato e piene dello stesso liquido leggermente basofilo. Si può pensare che si fossero vuotate di recente, dato che anche l'ultimo tratto il deferente è pressochè vuoto di spermatozoi, pur essendo i fenomeni di spermatogenesi, nei testicoli, attivissimi.

Nei reali di sostituzione e di complemento, le vescicole seminali hanno un lume gradissimo e la cavità è piena di una sostanza leggermente basofila, in mezzo alla quale non vi sono mai spermatozoi, o, se ci sono, ammontano a poche unità, e sono localizzati nella porzione più bassa del sacco.

La vescicola seminale, con la sua struttura relativamente complessa, ha, nelle termiti, una funzione poco chiara; JUCCI studiandola in *lucifugus* e più particolarmente in *C. flavicollis*, le attribuisce il compito di raccogliere il liquido seminale in attesa di una copula, fornendo un ambiente adatto alla vita e conservazione degli spermatozoi; WEESNER per *hesperus* ritiene invece che gli spermatozoi vi entrino solo occasionalmente. Quest'ultima ipotesi può apparire fondata per le specie o le caste che hanno vescicole seminali senza o con pochi spermatozoi (ad esempio i reali di sostituzione e di complemento di *lucifugus*, gli alati di *hesperus*, di *flavipes*, di *tibialis*), ma in forme come gli alati di *lucifugus*, di *hageni* o di *C. flavicollis*, le cui vescicole seminali contengono un numero di spermatozoi così rilevante, la tesi di JUCCI sembra più appropriata e non si può probabilmente negare all'organo una concreta funzione di accumulo e conservazione degli spermatozoi; questa funzione spiega anche l'intensa attività di secrezione di RNA riscontrata da GELMETTI (1958) nell'epitelio delle pareti delle vescicole seminali dei sessuati di *C. flavicollis*.

Le differenze tuttavia riscontrate da noi in *lucifugus* e da GELMETTI in *flavicollis*, per quanto riguarda il contenuto delle vescicole seminali, tra reali di sostituzione o complemento ed alati fanno pensare che la funzione di serbatoio non sia la principale esplicata dalle vescicole seminali, ma che la principale sia piuttosto quella di ghiandola accessoria avente il compito di diluire e forse attivare gli spermatozoi secondo l'ipotesi formulata da THOMPSON per *Zootermopsis* (1922).

Come *liquido seminale*, indichiamo qui il liquido che riempie il lume sia delle vescicole seminali sia del deferente, e che in parte ha origine nel testicolo, in parte è il prodotto di secrezione delle cellule epiteliali del deferente e delle vescicole seminali. Negli esemplari di *lucifugus*, in tale liquido abbiamo più volte avuto occasione di notare più o meno numerose le

cellule degeneranti descritte da Jucci in alato bianco e da lui interpretate come cellule nutrici degli spermi. Tali cellule mancano tuttavia nell'esemplare di ninfa di I^a forma esaminato, e sono scarse nelle 3 ninfe di II^a forma; mancano inoltre nei tre alati neri sciamati esaminati, e in uno dei 3 reali di II^a forma (mentre sono scarse nel secondo ed abbondanti nel terzo); sono invece presenti in tutti gli 8 re eletti da alati bianchi, e nel re vero.

Nel liquido seminale inoltre, abbiamo notato particolari masse picnotiche che vengono colorate intensamente con l'ematosilina o con la reazione di Feulgen. Osservate con un normale microscopio sono sembrate omogeneamente compatte, ma se vengono osservati al contrasto di fase (in preparati colorati), si può notare nel loro interno dei corpiccioli tondeggianti, grandi circa quanto gli spermi. Sono state viste in lobi testicolari, nel bacinetto collettore, in tratti diversi del deferente, nelle vescicole seminali. Spesso sono perfettamente rotonde, ma talvolta sono piriformi, ovalari, allungate, dando l'impressione di essere dotate di una notevole plasticità e di adattarsi alle sinuosità del deferente. Hanno dimensione diversa: quelle sferiche — in *lucifugus* — misurano da un minimo di 4,24 mikron di diametro a un massimo di 15,04 mikron (20 spermatozoi misurati nelle vescicole seminali, hanno avuto in media diametro di 2,1 mikron) ma nel testicolo di *flavipes*, una misurava 19,4 mikron. Si è avuta l'impressione che quelle contenute nel testicolo fossero in media più grosse (8,9), quelle nella vescicola seminale più piccole (5,6).

Tali masse sono state riscontrate in tutte le 5 specie esaminate, ma non in tutti gli individui: in *lucifugus*, infatti, esse mancavano nel reale vero, in 3 degli 8 reali da alato bianco, nei tre reali di sostituzione: il che lascerebbe supporre che essa siano peculiari di determinate « fasi » dell'attività spermatogenetica e forse legate all'inizio di essa.

Dai nostri preparati non si ricava alcuna indicazione circa la loro origine e funzione; in base alle loro dimensioni, sembrerebbe che si formino nel testicolo e che colliquino poi nelle vescicole seminali o nel deferente. Esse potrebbero tuttavia corrispondere a quelle formazioni che Jucci (1924) ha descritto in *Calotermes flavicollis* come: « Sfere... che sprovviste quasi sempre di nucleo, hanno l'aspetto di grosse gocce, più o meno tondeggianti od ovalari, di secreto. » In tal caso esse dovrebbero rappresentare anche in *Reticulitermes*, come in *Calotermes*, uno stadio avanzato della degenerazione di elementi cellulari della linea germinativa, avente lo scopo di fornire le sostanze nutritive necessarie alla vita degli spermi.

Riassunto.

Si è studiata la struttura dell'apparato genitale maschile negli alati di 5 specie di *Reticulitermes*: *lucifugus*, *flavipes*, *hageni*, *tibialis*, *hesperus*.

In *lucifugus* si è anche considerato il grado di funzionalità dell'apparato genitale in caste diverse.

Résumé

La morphologie et la fonction de l'appareil génital masculin ont été étudiées sur des exemplaires ailés de *Reticulitermes* : *lucifugus* Rossi, *flavipes* Kollar, *hageni* Banks, *tibialis* Banks, *hesperus* Banks ; pour *lucifugus*, on a considéré aussi des exemplaires d'autres castes et stades.

Summary

Male genital apparatus morphology and functional activity have been studied in winged specimens of *Reticulitermes* : *lucifugus* Rossi, *flavipes* Kollar, *hageni* Banks, *tibialis* Banks, *hesperus* Banks; for *lucifugus* also specimens of other castes and stages have been considered.

BIBLIOGRAFIA.

1958. GELMETTI BONOMI (L.). — Sul contenuto delle vescicole seminali di *Calotermes flavicollis* (*Symposia Genetica*, **6**, 48-54).
1936. GRASSÉ (P. P.), BONNEVILLE (P.). — La spermatogenèse abortive ou atypique chez le termite du Natal (*C. R. Soc. Biol.*, **122**, 1009-1010).
1937. GRASSÉ (P. P.). — La spermiogenèse aberrante des Métatermitides (*C. R. Acad. Sci.*, **204**, 1677-1679).
1893. GRASSI (B.), SANDIAS (A.). — Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. (*Atti Acc. Gioenia Sc. Nat. Catania*, vol. **6** e **7**, 1-75).
1919. IMMS (A. D.). — On the structure and biology of *Archotermopsis* (*Phil. Trans. R. Soc., London*, **209**).
1924. JUCCI (C.). — Sulla differenziazione delle caste nella società dei termitidi (*R. Acc. Naz. Lincei, Rend. Sc. Fis.*, **14**, 7-238). — 1930. La biologia sessuale nella società degli insetti e le cellule nutrici degli spermii (*Proc. II Inter. Congr. Sex Research*, 231-238).
1952. SPRINGHETTI (A.). — Le vescicole seminali in *Mastotermes* e in *Macrotermes* (*Rend. Ist. Lomb. Sc. e Lett. Cl. Sc.*, **85**, 1-3). — 1953. Le vescicole seminali in *Zootermopsis* e *Blattella* (*Rend. Ist. Lomb. Sc. e Lett. Cl. Sc.*, vol. **86**, 48-52).
1938. STELLA (E.). — Ricerche citologiche sui neutri e sui riproduttori delle termiti italiane (*Rend. R. Acc. Naz. Lincei*, vol. **7**, 1-30). — 1939. Comportamento citologico delle gonadi in operai di *Reticulitermes lucifugus* Rossi (*Riv. Biol. Col.*, **2**, 1939).
1922. THOMPSON (C. B.). — The castes of Termopsis (*Jour. Morph.*, vol. **36**, 4, 495-535).
1956. WEESNER (F. M.). — The biology of colony fundation in *Reticulitermes hesperus* Banks (*Univ. of California Publ. in Zool.*, **51**, 5).

LA BIOLOGIE DE LA FOURMI

DOLICHODERUS QUADRIPUNCTATUS

(HYMÉNOPTÈRE — FORMICOIDEA — DOLICHODERIDAE)

par

Claude TOROSSIAN

(Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, Toulouse.)

Des observations et expériences, poursuivies pendant trois ans, tant au laboratoire que dans la nature, nous permettent de préciser quelques points de la biologie de la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*, espèce arboricole de la faune française. Cette fourmi, assez rare selon BONDROIT, a pour habitat normal le bois mort des arbres non résineux, mais nous la trouvons plus communément dans les galles dues au Cynipide : *Cynips quercus Tozæ*, sur les chênes de la région toulousaine (1).

L'analyse des populations de 287 nids nous montre l'existence de trois types de colonies :

- des colonies exclusivement composées d'ouvrières (220 colonies, soit 76,7 %) ;
- des colonies avec ouvrières et femelle désailée (56 colonies, soit 19,5 %) ;
- des femelles désailées isolées (11 captures en tout, soit 3,8 %).

I. — LES COLONIES D'OUVRIÈRES

Les variations de la population. — Les colonies d'ouvrières constituent donc le type dominant, et la population de ces colonies varie dans de larges proportions entre 2 et 400 individus. Le schéma suivant (cf. fig. 1), établi d'après l'étude de 151 colonies d'ouvrières, montre les variations de cette population.

Ce graphique fait apparaître les résultats suivants :

1° La grande abondance des petites colonies de moins de 50 ouvrières, qui représentent à elles seules 60 % des colonies d'ouvrières ;

2° La rareté des colonies à forte population (2,7 % seulement des colonies ont plus de 250 ouvrières) ;

3° La variation continue de la courbe de fréquence depuis les très fortes populations jusqu'aux petites populations.

(1) Les galles du chêne constituent, après le départ du Cynipide, un habitat largement utilisé par toute une microfaune actuellement à l'étude, au sein de laquelle les Fourmis occupent une place prépondérante, ainsi qu'en témoignent les chiffres suivants : sur 9 984 galles récoltées à ce jour, 1 713 hébergeaient des Fourmis.

L'analyse plus détaillée des populations d'ouvrières des colonies de la classe I ($n \leq 50$ ouvrières) nous permet de noter le pourcentage élevé des toutes petites colonies ayant au plus 20 ouvrières, qui représentent 33 % de l'ensemble.

Le couvain rencontré dans les colonies exclusivement composées d'ouvrières, facilement identifiable à la fin de la période d'évolution des larves,

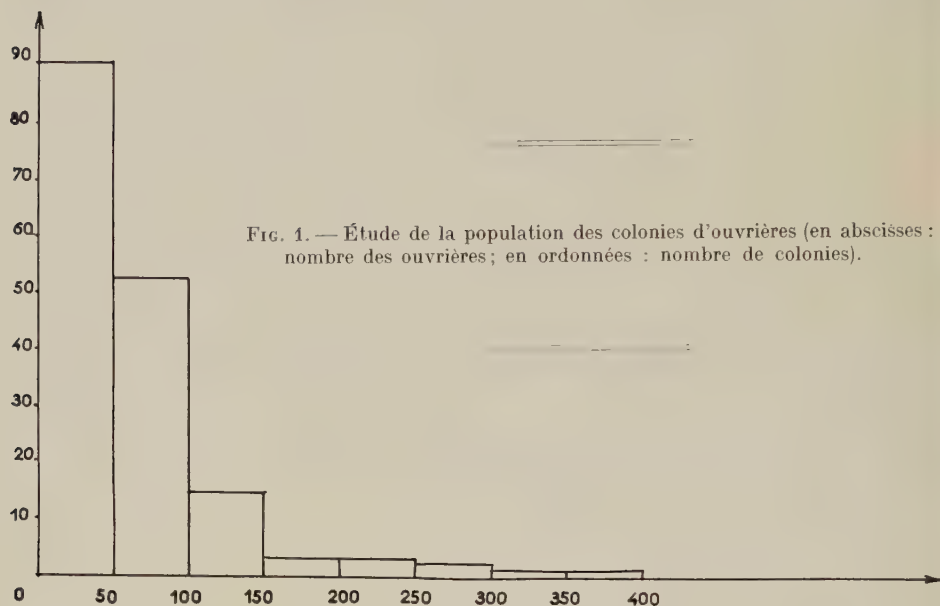


FIG. 1. — Étude de la population des colonies d'ouvrières (en abscisses : nombre des ouvrières ; en ordonnées : nombre de colonies).

est un couvain mixte appartenant aux trois castes, ouvrières, mâles et plus rarement femelles.

Tous ces faits (fréquence élevée des colonies d'ouvrières [76,7 %], existence de petites colonies [$n \leq 20$] représentant le tiers des colonies d'ouvrières, présence dans les petites colonies d'un couvain de mâles, d'ouvrières et parfois de femelles) nous amènent à penser que ces colonies d'ouvrières sont susceptibles **soit d'évoluer de façon entièrement autonome**, les ouvrières devant alors nécessairement donner naissance à d'autres ouvrières par parthénogenèse thélytoque, **soit d'entretenir des relations plus ou moins suivies avec un nid central** important qui héberge la femelle pondreuse, les colonies d'ouvrières pouvant dans ce cas s'assimiler à des « colonies relais » entretenant entre elles et avec le nid central de bonnes relations (échanges de population et de couvain). *Dolichoderus quadripunctatus* serait alors une colonie polycalique.

Pour vérifier expérimentalement ces hypothèses, deux séries d'expériences ont été entreprises :

A. — *Les possibilités évolutives des colonies d'ouvrières.*

Nous avons élevé 55 colonies *exclusivement constituées par des ouvrières*. Ces colonies, comptant de 2 à 400 ouvrières, placées dans des conditions différentes (température du laboratoire, ou 23°, 25°, 27° et températures alternées), ont reçu une alimentation abondante et variée constituée par des insectes divers, du miel, du sucre et des fruits. Nous avons obtenu les résultats suivants :

a) *Si la population d'ouvrières n'est pas supérieure à 15-20 individus*, les colonies n'évoluent pas. On observe dans quelques cas un début de ponte, mais, assez rapidement, la petite colonie périclité et finit par s'éteindre complètement.

b) *Si la population d'ouvrières est supérieure à 20 individus*, au bout d'un temps plus ou moins long, variable en fonction des conditions imposées aux fourmis, les ouvrières pondent. La ponte est généralement abondante et les œufs, dans tous les cas observés à ce jour, donnent naissance à des larves qui se transforment en *mâles*. Plusieurs cycles de couvaison successifs (jusqu'à épuisement de la colonie) confirment sans exception ces résultats.

La parthénogenèse des ouvrières est donc une parthénogenèse arrhénotoque.

La première hypothèse se trouvant infirmée par les faits, nous avons alors entrepris la vérification expérimentale de la seconde.

B. — *Les relations possibles entre deux ou plusieurs colonies d'ouvrières.*

Nous distinguerons tout d'abord deux cas, selon que les colonies d'ouvrières proviennent d'arbres éloignés, ou de galles récoltées sur le même arbre ou sur deux arbres voisins.

Lorsque les colonies d'ouvrières proviennent *d'arbres éloignés*, l'expérience qui consiste à mélanger, puis à élever en un seul et même nid deux ou plusieurs colonies d'ouvrières se solde généralement par un échec. Les colonies ne fusionnent pas et manifestent entre elles, à des degrés divers, une hostilité quasi constante, aboutissant le plus souvent à l'élimination d'une colonie.

Lorsque les colonies d'ouvrières viennent du *même arbre* ou d'arbres voisins, la cohabitation forcée de deux ou plusieurs colonies réussit bien dans la majorité des cas. Les fourmis groupées ne manifestent aucune hostilité et constituent assez rapidement un ensemble, qui bien qu'artificiellement réalisé, évolue normalement et donne naissance à des mâles, par ***parthénogenèse arrhénotoque des ouvrières***.

Nous avons fait à sept reprises une expérience de contrôle qui consiste en une mise en commun facultative, obtenue en établissant une communication entre trois nids susceptibles cependant d'évoluer individuellement (ayant chacun une mangeoire et un bac humidificateur propre). Au bout d'un temps plus ou moins long, les fourmis se rencontrent et constituent des groupes d'importance variable, qui évoluent peu à peu vers un ensemble unique sans manifestations hostiles. La colonie d'ouvrières ainsi constituée, donne naissance comme précédemment, à des mâles, par parthénogenèse arrhénotoque.

Ces expériences ont également permis de mettre en évidence des *échanges d'individus de nid à nid*. Les groupes d'ouvrières d'un même ensemble, nid central avec ses relais, peuvent se modifier, et ceci explique que l'on puisse trouver dans la nature, en nombre si élevé, les petites colonies d'ouvrières ($n \leq 20$) avec ou sans couvain, alors que de telles colonies, livrées à elles-mêmes, ne sont pas viables et que, par surcroît les ouvrières en nombre suffisant ($n \geq 20$), engendrent tout au plus des mâles par parthénogenèse arrhénotoque.

Il semble donc que l'on puisse tenir pour certaine la nature polycalique de la colonie de Dolichoderus quadripunctatus.

II. — LES COLONIES AVEC FEMELLE DÉSAILÉE

1° La population des colonies d'ouvrières. — Dix-neuf et demi pour cent des colonies rencontrées possèdent une femelle désailée.

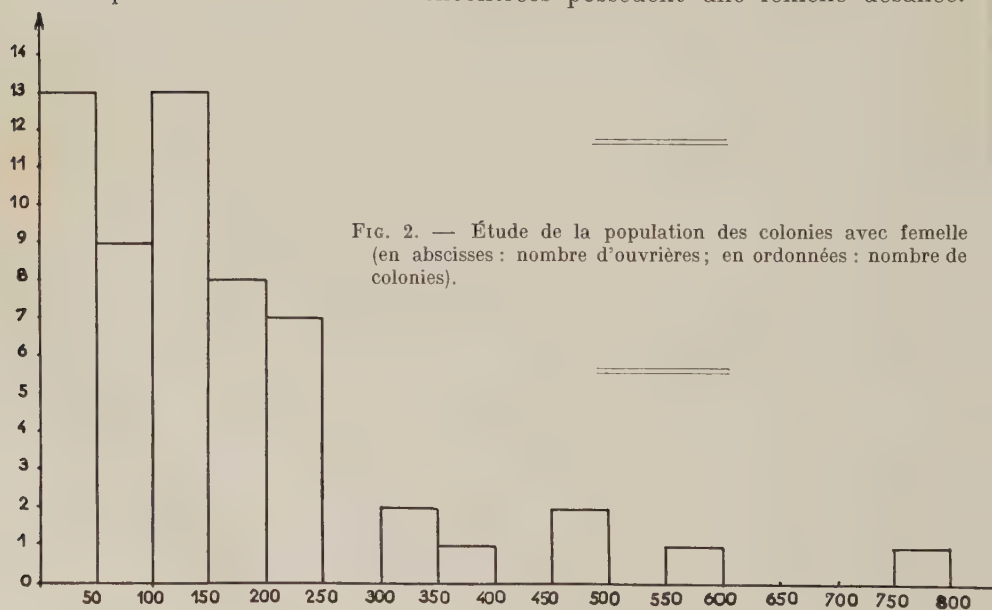


FIG. 2. — Étude de la population des colonies avec femelle (en abscisses : nombre d'ouvrières ; en ordonnées : nombre de colonies).

La population de ces colonies varie dans de très larges mesures entre 2 et 800 ouvrières environ.

Le schéma suivant (cf. fig. 2), établi d'après l'étude de 57 colonies, traduit les variations de population des colonies avec femelle désailée.

Ce graphique met en évidence :

— la relative abondance des petites colonies de moins de 50 ouvrières, qui représentent 22,7 % de l'ensemble étudié ;

— la fréquence élevée (65 %) des colonies moyennes de 51 à 250 ouvrières, avec toutefois un maximum marqué pour les populations comprises entre 101 et 150 individus ;

— le pourcentage élevé des fortes colonies de plus de 251 ouvrières qui interviennent pour 12,5 % du total. Il convient de remarquer que ces rassemblements d'ouvrières (notamment au-dessus de 350 individus) ne s'observent que pendant la période d'hibernation. Ils ont un caractère saisonnier et facultatif, et on ne les retrouve plus en dehors de cette période. D'ailleurs, 800 ouvrières dans une galle sphérique de 25 mm de diamètre (partiellement évidée de sa substance fibreuse) interdirait de façon certaine, par manque de place, l'évolution d'un éventuel couvain.

— (Le couvain rencontré dans ces colonies est, dans la majorité des cas, un couvain d'ouvrières, avec parfois un couvain de femelles et, tout à fait exceptionnellement, de mâles).

2° Le rôle de la femelle. — Quelle que soit l'importance numérique de la colonie, elle ne possède qu'une seule femelle désailée. Les espèces voisines appartenant à la même famille, *Tapinoma erraticum*, *Tapinoma nigerrimum*, *Iridomyrmex humilis*, étant toutes polygynes, nous avons alors entrepris une série d'expériences pour établir si *Dolichoderus* est une fourmi obligatoirement monogyne ou si, au contraire, elle peut être polygyne en certaines circonstances.

ADOPTION DE FEMELLE PAR UNE COLONIE AYANT DÉJÀ SA PROPRE FEMELLE DÉSAILÉE.

L'introduction d'une femelle désailée ou ailée, accompagnée ou non de ses ouvrières, et provenant d'un arbre différent, est toujours suivie de l'élimination plus ou moins rapide de la femelle étrangère et, éventuellement, des ouvrières qui l'accompagnaient.

— L'introduction d'une même femelle (ailée ou non, accompagnée ou pas de ses ouvrières), mais provenant du même arbre, donne lieu à des résultats divers :

L'introduction d'une femelle isolée et désailée est très généralement suivie de son élimination, alors que l'introduction d'une colonie complète (ouvrières plus femelle désailée) marque, au contraire, le début d'un pro-

cessus de fusion des deux colonies, qui s'accomplit en trois temps : les colonies forment tout d'abord deux groupes séparés, puis, au bout de quelques jours, l'une des deux femelles est attaquée et tuée par le groupe d'ouvrières le plus important sans que ses propres ouvrières fassent la moindre tentative pour la défendre; enfin, les ouvrières qui ne manifestent entre elles aucune hostilité ne tardent pas à se grouper et à constituer un seul ensemble. La colonie artificielle ainsi constituée se rassemblera autour de la femelle unique, et l'ensemble pourra alors évoluer normalement et produira notamment un couvain d'ouvrières.

— L'introduction d'une femelle ailée (provenant du même arbre) donne lieu à des résultats variables. Si la femelle reste ailée après son introduction, elle est généralement ignorée des ouvrières, qui manifestent à son égard une indifférence presque totale. Une telle femelle pourra donc vivre assez longtemps (trois à quatre mois), mais elle paraît condamnée à la longue, par manque de soins probablement. Cette femelle ailée a d'ailleurs un comportement particulier, elle fuit généralement le groupe central constitué par la femelle désailée entourée des ouvrières, et se réfugie dans un coin éloigné du nid, le promenoir, par exemple.

Si la femelle se désaile après un certain temps, le comportement des ouvrières est variable, la femelle pouvant être, soit violemment attaquée, amputée de fragments d'appendices et finalement tuée, soit légèrement prise à partie, et après quelques violences (tiraillements, amputations légères), la femelle est tolérée par les ouvrières.

ADOPTION DE LA FEMELLE PAR UNE COLONIE D'OUVRIÈRES OU PAR UNE COLONIE ORPHELINÉE.

L'introduction d'une femelle ailée ou désailée provenant d'arbres *différents* est toujours suivie de l'élimination plus ou moins rapide de la femelle étrangère. Si la femelle introduite provient du *même arbre*, ou du même nid, les résultats sont plus variables, la femelle pouvant être soit tuée, soit tolérée par les ouvrières, soit adoptée par les ouvrières.

Cette série d'observations et d'expériences nous permet donc de dire que *Dolichoderus quadripunctatus* paraît être une espèce *strictement monogyne*.

3^e Biologie de la femelle isolée. — Les femelles désailées et isolées se rencontrent, bien que très rarement (3,8 %), à toutes les périodes de l'année. Certaines (5 sur 11) occupent des fissures naturelles de la galle ou la logette centrale abandonnée par le Cynipide. Les autres (la majorité) ont été trouvées dans des galles déjà évidées et creusées par des fourmis (*Dolichoderus quadripunctatus* vraisemblablement, étant donné l'allure particulière des galeries). Dans tous les cas observés, et bien que certaines femelles isolées aient été ramassées à une époque où dans les autres colonies on rencontre un couvain abondant, nous ne les avons jamais trouvées accompagnées d'œufs ou de larves.

LES TRÈS RARES FEMELLES ISOLÉES NE SONT DONC PAS DES FEMELLES FONDATRICES, et ce mode de reproduction des colonies (1) ne paraît pas être utilisé par *Dolichoderus quadripunctatus*. Toutes les expériences de contrôle (femelles isolées mises en élevage) ont, sans aucune exception, confirmé ces résultats. Les femelles restent vivantes pendant deux mois au maximum, après quoi elles meurent sans que nous ayons jamais constaté un début ou même une tentative de ponte. On peut donc admettre que les femelles désailées isolées de cette espèce, représentent peut-être, dans certains cas, un essai de fondation voué d'ailleurs à l'échec, et bien plus vraisemblablement le reste ultime d'une colonie qui a péri-clité (2).

La femelle désailée et unique de la colonie occupe, malgré son incapacité de fonder par ses propres moyens une nouvelle colonie, un rôle fondamental, car elle assure la production régulière et intensive des ouvrières et, sans doute, des femelles. Elle est donc l'**élément régulateur** indispensable au maintien et à l'accroissement de la colonie polycalique de la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*.

III. — LE CYCLE DANS LA NATURE

Enfin, les récoltes effectuées à intervalles de temps réguliers, et poursuivies pendant trois années, nous ont permis de dégager le cycle dans la nature, valable pour tous les types de colonies et qui se présente avec quatre périodes nettes :

1^o La période de pleine activité. — Cette période commence à la fin du mois d'avril, avec la reprise de la ponte, qui se termine les premiers jours d'août, après être passée par un maximum vers mai-juin.

La période de pleine activité est marquée par l'évolution du couvain. Les premières nymphes apparaissent vers le 12-15 juin. Les premières éclosions d'ouvrières, de mâles, et de femelles, commencent vers le 10-20 juillet, et les dernières éclosions d'ouvrières vers le 15-20 septembre, par suite de l'échelonnement des pontes.

(1) Voici, à titre comparatif, les chiffres que l'on trouve chez *Colobopsis truncata*, autre espèce très fréquente dans les galles. Sur 1 713 galles hébergeant des colonies de Fourmis, 385 sont occupées par l'espèce *Colobopsis truncata* et, sur ce chiffre, les colonies d'ouvrières avec ou sans femelle représentent 218 colonies, soit 57 %, alors que les femelles isolées représentent 167 captures, soit 43 %. Il convient de remarquer par ailleurs que la moitié de ces femelles désailées et isolées ont été trouvées avec du couvain (82 femelles sur 167). Des constatations analogues se dégagent de l'étude du pourcentage des femelles désailées et isolées, avec ou sans couvain, des espèces suivantes trouvées dans le même habitat : *Crematogaster scutellaris*, *Camponotus* sp., *Lasius niger*, et, à un degré moindre, des Fourmis du genre *Leptothorax*.

(2) Nous avons vu, en effet, que ces femelles se rencontrent le plus souvent dans des galles déjà creusées par des ouvrières de la même espèce, ainsi qu'en témoigne la forme caractéristique des galeries.

2° La période de demi-activité automnale. — C'est une période de transition, il n'y a plus de couvain, mais les fourmis conservent une activité normale. Cette période s'achève vers octobre-novembre, avec :

3° La période d'hibernation. — Aucune activité d'aucune sorte l'hibernation est totale de novembre à mars.

4° La période de demi-activité printanière. — C'est une période de transition symétrique de la seconde, dont elle possède tous les caractères. Il n'y a pas encore de couvain, mais les fourmis ont une activité normale. Cette période assez courte débute généralement avec les premiers jours de mars et s'achève fin avril avec la reprise de la ponte.

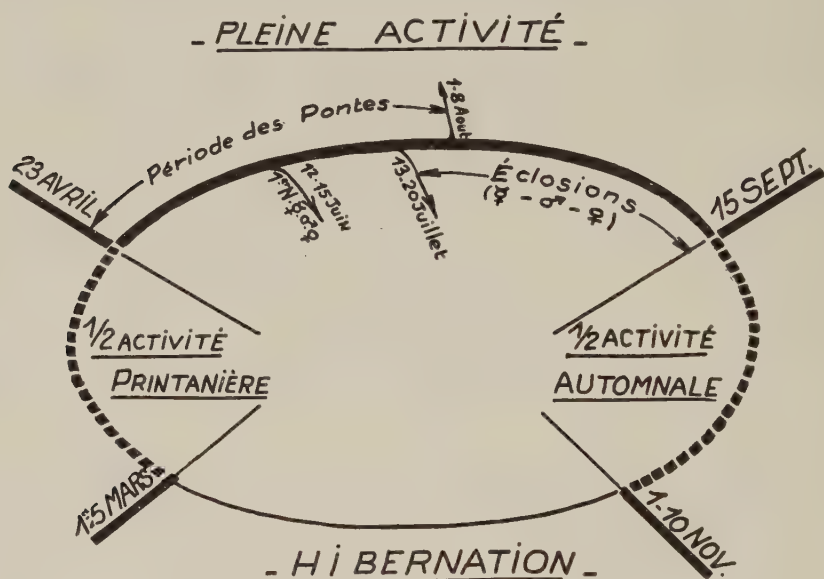


FIG. 3. — Le cycle dans la nature.

La figure 3 (cf. ci-dessus) résume l'évolution des différents types de colonies dans la nature. Elle met en évidence l'existence pour toutes les colonies d'un seul cycle de couvaison qui se déroule *en entier* pendant la période de pleine activité estivale.

Résumé.

L'analyse des populations de 287 colonies de *Dolichoderus quadripunctatus* (Hym. *Fomicoidea Dolichoderidae*) récoltées à intervalles de temps réguliers, pendant trois années, nous a permis de reconnaître l'existence de *trois types de colonies* : les colonies d'ouvrières (76,7 %), les colonies

d'ouvrières avec femelle désailée (19,5 %) et enfin des femelles désailées isolées (3,8 %).

Plusieurs séries d'expériences et d'observations nous permettent d'écrire que :

— *Dolichoderus quadripunctatus* est une fourmi qui établit des colonies polycaliques.

— chaque colonie est susceptible d'évoluer (pendant un temps limité) de façon autonome, à condition qu'elle soit composée d'au moins 20 ouvrières. Si elle est privée de contacts avec l'extérieur, la colonie d'ouvrières produira très facilement un couvain abondant, qui donnera naissance à des mâles par parthénogenèse arrhénotoque. Cependant, en raison de la nature polycalique de la colonie, les « calies » d'un même secteur géographique entretiennent généralement de bonnes relations entre elles, permettant notamment les mélanges de populations et les échanges de couvain.

— les colonies avec femelles représentent à peine le 1/5 de l'ensemble des colonies. Elles sont strictement monogynes et les seules femelles tolérées en dehors de l'unique femelle désailée sont celles qui sont nées dans la colonie.

— la femelle de *Dolichoderus quadripunctatus* est, par ailleurs, tout à fait incapable de subvenir seule à ses besoins, et, de ce fait, la fondation de nouvelles colonies par le mécanisme classique des femelles fondatrices isolées, est totalement inconnue chez cette espèce. La femelle conserve tout de même un rôle essentiel dans la colonie, car elle est seule capable de produire des ouvrières et des femelles.

— Le cycle dans la nature, enfin, montre l'existence d'un cycle de couaison unique, et très net, qui se déroule en entier pendant la période de pleine activité estivale, de fin avril au 15 septembre. En dehors de cette période, on ne rencontre aucun couvain.

Zusammenfassung.

Das während drei Jahre in regelmässigen Zeitabschnitten durchgeführte Studium von 287 Stämmen des *Dolichoderus quadripunctatus* (*Hymenoptera Formicoidea Dolichoderidae*) hat es uns ermöglicht das Vorhandensein von drei Kolonientypen festzustellen :

- Arbeitsameisen (76,7 %) ;
- Arbeitsameisen mit Weibchen ohne Flügel (19,5 %) ;
- und ausschliesslich flügellose Weibchen (3,8 %).

Zahlreiche Versuche und Beobachtungen geben zu folgendem Bericht Anlass :

— *Dolichoderus quadripunctatus* ist eine Ameise, die „polykalische“ Kolonien bildet ;

— Jede „Kalie“ ist, während einer beschränkten Zeit, einer selbstständigen Entwicklung fähig, unter der Bedingung, dass sie aus mindestens 20 Arbeiterinnen bestehe ;

— Wenn sie jeder äusserlichen Beziehung entbehrt, fällt es der Arbeiterinnen Kolonie leicht, eine Brutfalle zu erzeugen, die durch *arrhenotokische* Parthenogenesis Männchen hervorbringt. Wegen der „polykalischen“ Struktur der Kolonie jedoch, unterhalten die verschiedenen Kalien desselben Sektors im allgemeinen gute Beziehungen unter sich, und ermöglichen so Ameisenvermengungen und Brutaustausch ;

— Die Kolonien mit Weibchen machen kaum das Fünftel des Ganzen aus. Sie sind streng einweibig und die Weibchen, die ausser des einzigen flügellosen Weibchens Zugellosen werden, sind diejenigen, die aus der Kolonie stammen ;

— Das Weibchen des *Dolichoderus quadripunctatus* ist ausserdem ganz unfähig allein sein Leben zu fristen, und daher ist die Gründung neuer Kolonien durch den klassischen Vorgang des einzelnen Weibchen gang unbekannt bei dieser Gattung. Das Weibchen spielt jedoch eine wesentliche Rolle in der Kolonie, denn sie allein ist imstande, Arbeiterinnen und Weibchen zu erzeugen ;

— Endlich weist der Naturzyklus auf das Vorhandensein eines einzigen Brutzyklus, der sehr genau zu bezeichnen ist : er findet gänzlich in der Zeitspanne der Sommertätigkeit statt, von Ende April bis zum 15. September. Ausser dieses Zeitabschnittes gibt es keine Brut.

Summary.

The study of populations of 287 colonies of the ant *Dolichoderus quadripunctatus* (Hymenoptera Formicoidea Dolichoderidae) collected during 3 years ago, shows the existence of 3 categories of colonies:

- colonies exclusively composed by workers (76,7 %);
- colonies composed by one wingless queen, with several workers (19,5 %);
- and lonely wingless queen (3,8 %).

Several observations and experiments allow us to write that:

- *Dolichoderus quadripunctatus* is a polycalic colony;
- Every “calie” (relay colony) can evolved, during a limited time, in an independent way, if it is composed by 20 workers at least. Without communications with others neighbours nests, the worker colony produce very easily an abundant brood of males (*arrhenotoqu* parthenogenesis of workers) by evolution in close circuit;

— However in the nature the colonies of the ant *Dolichoderus quadripunctatus* are polycalics colonies and several nests of a same tree, keep among them good relations, and allow some brood and populations exchanges;

— Colonies with queens are only 1/5 of the whole. They are strictly monogynous; and the colony allows only the presence of winged queens produced by it;

— The queen of *Dolichoderus quadripunctatus* cannot found new colony

by the mecanism of founder female because it cannot keep one's self. The queen conserves however a foundational part in the colony, by the production of many workers, and some females;

— The cycle in the nature shows the existence of a single brooding time, very clearly, wich is extending in the Summer period (April end at 15 September). Outside of this period, there is never brood.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1951. BERNARD (F.). — La super-famille des *Formicoidea* (*Traité de Zoologie* de P.-P. GRASSÉ, t. X, fasc. II).
1918. BONDROIT. — Les Fourmis de la France et de la Belgique (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **87**).
1921. FOREL (A.). — *Le monde social des Fourmis du globe*, Kundig, Genève.
1958. TOROSSIAN (Cl.). — L'aliment proctodéal chez la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (*C. R. Ac. Sc.*, **246**, p. 3524-3526).
1926. WHEELER (W. M.). — *Les sociétés d'Insectes, leur origine, leur évolution*, Paris, Doin.
-

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

CHAUVIN (R.). — Sur les possibilités d'adaptation chez les Insectes Sociaux et spécialement chez l'abeille	101
CHAUVIN (R.). — Facteurs d'asymétrie et facteurs de régulation dans la construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> (IV)	201
DIXON (S. E.). — Voir SHUEL (R. W.).	
DOBRZANSKA (J.) et DOBRZANSKI (J.). — Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de <i>Polyergus rufescens</i> Latr. (Hyménoptère, Formicidæ)	1
DOBRZANSKI (J.). — Voir DOBRZANSKA (J.).	
ERP (A. VAN). — Mode of action of the inhibitory substance of the honeybee queen	207
FLANDERS (S. E.). — Caste in the honey Bee	9
GELMETTI (L.). — Voir SPRINGHETTI (A.).	
GÖSSWALD (K.) und SCHMIDT (G. H.). — Untersuchungen zum Fluegelabwurf und Begattungsverhalten einiger <i>Formica</i> — Arten (Ins. Hym.) im Hinblick auf ihre systematische Differenzierung	297
GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (Ch.). — Rôle respectif des mâles et des femelles dans la formation des sexués néoténiques chez <i>Calotermes flavicollis</i>	109
GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (Ch.). — L'isolement chez le Termite à cou jaune (<i>Calotermes flavicollis</i> Fab.) et ses conséquences	323
HAYASHIDA (K.). — Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity (1 et 2)	125
HAYASHIDA (K.). — Voir SAKAGAMI (S. F.).	
HOLLINGSWORTH (M. J.). — Studies on the polymorphic workers of the army ant <i>Dorylus (anomma) nigricans</i> Illiger	17
MATHIS (M.). — Erreurs d'orientation de la reine abeille au retour de son vol nuptial	213
MIYAMOTO (S.). — Observations on the behaviour of <i>Bombus diversus</i> Smith (Biological studies on Japanese Bees, XIII)	39
NAULLEAU (G.). — Sur les conséquences de diverses perturbations apportées au couvain dans la ruche : la désoperculation, les transpositions	333
NAULLEAU (G.). — Voir VUILLAUME (M.).	
NOIROT (Ch.). — Voir GRASSÉ (P. P.).	
PLATEAUX (L.). — Adoptions expérimentales de larves entre les fourmis de genres différents :	
I. <i>Leptothorax nylander</i> Förster et <i>Solenopsis fugax</i> Latreille	163
II. <i>Myrmica laevinodis</i> Nylander et <i>Anergates atratulus</i> Schenck	221
III. <i>Anergates atratulus</i> Schenck et <i>Solenopsis fugax</i> Latreille. — IV. <i>Leptothorax nylander</i> Förster et <i>Tetramorium caespitum</i> L.	345

PLATEAUX-QUENU (C.). — Utilisation d'un nid de <i>Halictus marginatus</i> par une fondatrice de <i>Halictus malachurus</i> .	349
PONTIN (A. J.). — Field experiments on colony foundation by <i>Lasius niger</i> (L.) and <i>L. flavus</i> (F.) (Hym., Formicidæ)	227
RIORDAN (D. F.). — The location of the nests of Carpenter ants (<i>Camponotus</i> Spp., Hymenoptera-Formicidæ) by means of a radioactive isotope.	353
SAKAGAMI (S. F.) and HAYASHIDA (K.). — Biology of the primitive social bee <i>Halictus duplex</i> Dalla Torre II. Nest structure and immature stages.	57
SAKAGAMI (S. F.). — Ethological peculiarities of the primitive social bees <i>Allodape</i> Lepeltier and allied genera.	231
SANDS (W. A.). — The initiation of fungus comb construction in laboratory colonies of <i>Ancistrotermes guineensis</i> (Silvestri).	251
SCHMIDT (G. H.). — Voir GÖSSWALD (K.).	
SCHMIDT (R. S.). — Functions of <i>Apicotermes</i> nests.	357
SHUEL (R. W.) and DIXON (S. E.). — The early establishment of dimorphism in the female honeybee <i>Apis mellifera</i> L.	265
SOULIÉ (J.). — Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution à la connaissance du cycle biologique des colonies de <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea) ?	283
SOULIÉ (J.). — La « Sociabilité » des <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea).	369
SPRINGHETTI (A.) e GELMETTI (L.). — Sull' apparato genitale maschile di <i>Reticulitermes</i> .	377
TOROSSIAN (C.). — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi <i>Tapinoma erraticum</i> (Dolichoderidæ)	171
TOROSSIAN (C.). — La biologie de la fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Hymenoptère-Formicoidea-Dolichoderidæ).	383
VUILLAUME (M.) et NAULLEAU (G.). — Construction dirigée chez <i>Dolichovespula media</i>	175
WALLIS (D. I.). — Spinning movements in the larvæ of the ant <i>Formica fusca</i> .	187

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME VII-1960

Numéro I

Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de <i>Polyergus rufescens</i> Latr. (Hyménoptère, Formicidæ), par J. DOBRZANSKA et J. DOBRZANSKI.....	1
Caste in the honey Bee, by Stanley E. FLANDERS.....	9
Studies on the polymorphic workers of the army ant <i>Dorylus (anomma) nigricans</i> Illiger, by M. J. HOLLINGSWORTH	17
Observations on the behavior of <i>Bombus diversus</i> Smith (Biological studies on Japanese Bees, XIII), by Setsu MIYAMOTO.....	39
Biology of the primitive social bee, <i>Halictus duplex</i> Dalla Torre II. Nest structure and immature stages, by Shôichi F. SAKAGAMI and Kazuo HAYASHIDA.....	57

Numéro II

Sur les possibilités d'adaptation chez les Insectes Sociaux et spécialement chez l'abeille, par Rémy CHAUVIN	101
Rôle respectif des mâles et des femelles dans la formation des sexués néoténiques chez <i>Calotermes flavicollis</i> , par Pierre-P. GRASSÉ et Ch. NOIROT.....	109
Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity (1 et 2), by Kazuo HAYASHIDA	125
Adoptions expérimentales de larves entre les fourmis de genres différents : <i>Leptothorax nylanderi</i> Förster et <i>Solenopsis fugax</i> Latreille, par Luc PLATEAUX.....	163
Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi : <i>Tapinoma erraticum</i> (Dolichoderidæ), par Claude TOROSSIAN.....	171
Construction dirigée chez <i>Dolichovespula media</i> , par M. VUILLAUME et G. NAULLEAU.....	175
Spinning movements in the larvæ of the ant <i>Formica fusca</i> , by D. I. WALLIS.....	187

Numéro III

Facteurs d'asymétrie et facteurs de régulation dans la construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> (IV), par Rémy CHAUVIN.....	201
Mode of action of the inhibitory substance of the honey bee queen, by A. VAN ERP.....	207
Erreurs d'orientation de la reine abeille au retour de son vol nuptial, par le Docteur Maurice MATHIS.....	213

Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents : (II) <i>Myrmica laevinodis</i> Nylander et <i>Anergates atratulus</i> Schenck, par Luc PLATEAUX	221
Field experiments on colony foundation by <i>Lasius niger</i> (L.) and <i>L. flavus</i> (F.) (Hym., Formicidæ), by A. J. PONTIN	227
Ethological peculiarities of the primitive social bees, <i>Allodape</i> Lepeltier and allied genera, by Shôichi F. SAKAGAMI	231
The initiation of fungus comb construction in laboratory colonies of <i>Ancistrotermes guineensis</i> (Silvestri), by W. A. SANDS	251
The early establishment of dimorphism in the female honeybee, <i>Apis mellifera</i> L., by R. W. SHUEL and S. E. DIXON	265
Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution à la connaissance du cycle biologique des colonies de <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea) ? par J. SOULIÉ	283

Numéro IV

Untersuchungen zum Fluegelabwurf und Begattungsverhalten einiger <i>Formica</i> -Arten (Ins. Hym.) im Hinblick auf ihre systematische Differenzierung, von Karl Gösswald und Gerhard H. SCHMIDT	297
L'isolement chez le Termite à cou jaune (<i>Calotermes flavicollis</i> Fab.) et ses conséquences, par Pierre-P. GRASSÉ et Charles NOIROT	323
Sur les conséquences de diverses perturbations apportées au couvain dans la ruche : la désoperculation, les transpositions, par G. NAULLEAU	333
Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents : (III) <i>Anergates atratulus</i> Schenck et <i>Solenopsis fugax</i> Latreille. — (IV) <i>Leptothorax nylanderi</i> Foerster et <i>Tetramorium caespitum</i> L., par Luc PLATEAUX	345
Utilisation d'un nid de <i>Halictus marginatus</i> par une fondatrice de <i>Halictus malachurus</i> , par Cécile PLATEAUX-QUENU	349
The location of the nests of Carpenter ants (<i>Camponotus</i> Spp., Hymenoptera-Formicidæ) by means of a radioactive isotope, by D. F. RIORDAN	353
Functions of <i>Apicotermes</i> nests, by Robert S. SCHMIDT	357
La « Sociabilité » des <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea), par J. SOULIÉ	369
Sull' apparato genitale maschile di <i>Reticulitermes</i> , di A. SPRINGHETTI-L. GELMETTI	377
La biologie de la fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Hyménoptère-Formicoidea-Dolichoderidæ), par Claude TOROSSIAN	383

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1961 - 3^e trimestre - N^o d'ordre : 3443 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ, Paris, Corbeil-Essonnes.
Dépôt légal 1961 - 3^e trimestre - N^o d'ordre 2418.

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : J. Lecomte, Laboratoire de Recherches Apicoles "La Guyonnerie", BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise) — France.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — **Publications périodiques.** — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2^e partie (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 120 NF. Étranger : 150 NF.

Tirage à part, 2^e partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 61 NF. Étranger : 66 NF.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 19 NF. Étranger : 24 NF.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V^e). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 45 NF. Étranger : 50 NF.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI^e).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 8 NF. Étranger : 10 NF.

Prix du numéro : France : 2,20 NF. Étranger : 2,75 NF.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — **Ouvrages.** — Franklin PIERRE : *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune..... 32 NF.

III. — **Colloques internationaux.** — XXXII : *Écologie*..... 27 NF.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*..... 25 NF.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII^e)
C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.

SOMMAIRE

Untersuchungen zum Fluegelabwurf und Begattungsverhalten einiger <i>Formica</i> -Arten (Ins. Hym.) im Hinblick auf ihre systematische Differenzierung, von Karl GÖSSWALD und Gerhard H. SCHMIDT....	297
L'isolement chez le Termite à cou jaune (<i>Calotermes flavicollis</i> Fab.) et ses conséquences, par Pierre-P. GRASSÉ et Charles NOIROT.....	323
Sur les conséquences de diverses perturbations apportées au couvain dans la ruche : la désoperculation, les transpositions, par G. NAULLEAU	333
Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents : (III) <i>Anergates atratulus</i> Schenck et <i>Solenopsis fugax</i> Latreille. — (IV) <i>Leptothorax nylanderii</i> Foerster et <i>Tetramorium caespitum</i> L., par Luc PLATEAUX.....	345
Utilisation d'un nid de <i>Halictus marginatus</i> par une fondatrice de <i>Halictus malachurus</i> , par Cécile PLATEAUX-QUENU	349
The location of the nests of Carpenter ants (<i>Camponotus</i> Spp., Hymenoptera-Formicidae) by means of a radioactive isotope, by D. F. RIORDAN	353
Functions of <i>Apicotermes</i> nests, by Robert S. SCHMIDT.	357
La « Sociabilité » des <i>Cremastogaster</i> (Hymenoptera-Formicoidea), par J. SOULIÉ	369
Sull' apparato genitale maschile di <i>Reticulitermes</i> , di A. SPRINGHETTI-L. GELMETTI	377
La biologie de la fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Hyménoptère - Formicoidea - Dolichoderidae), par Claude TOROSSIAN	383